© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Untersuchungen über den Sproßaufbau der Vitaceen mit besonderer Berücksichtigung der afrikanischen Arten.

Von

Max Brandt.

Mit 10 Figuren im Text.

(Arbeit aus dem Laboratorium des Kgl. Bot. Gartens und Museums zu Dahlem-Berlin.)

I. Geschichtliches.

Der morphologische Aufbau mancher Vitaceen, besonders der von *Vitis vinifera* L., dem Weinstock, ist schon seit langem der Gegenstand vielfältiger Untersuchungen und Veröffentlichungen gewesen. Seit den 20er Jahren des 19. Jahrhunderts sind in Deutschland und Frankreich eine große Anzahl von Erklärungsversuchen aufgetaucht. Die Erörterung erreichte ihren Höhepunkt in den 50er Jahren und ebbte dann allmählich ab, bis sie in den 80er Jahren fast völlig zur Ruhe kam.

Aus dem anfänglichen Gewirr der Meinungen bildeten sich nach und nach zwei auf ganz verschiedenen Beobachtungsweisen beruhende und zu völlig entgegengesetzten Ergebnissen führende Erklärungen heraus für die Herkunft der Ranken von *Vitis vinifera,* die bekanntlich wie die Blütenstände immer den Blättern gegenüberstehen, an jedem dritten Knoten jedoch fehlen.

Nägeli und Schwendener untersuchten vor allem den Vegetationskegel und deuteten nach dem Auftreten der Organhöcker an ihm den Sproßaufbau. Sie glaubten eine Gabelung des Vegetationskegels gefunden zu zu haben und erklärten danach das Auftreten von Ranken durch eine Gabelung des nach ihrer Ansicht rein monopodialen Sprosses.

Dem gegenüber sahen Al. Braun und nach ihm Eichler in den Zweigen des Weinstocks ein Sympodium, das aus wechselnden ein- und zweigliedrigen Sympodialsprossen aufgebaut sei. Indem sie vergleichend-morphologisch vorgehen, finden sie, daß die Ranken als umgewandelte Blütenstände aufzufassen sind und ebenso wie diese den Gipfel eines Sympodialsprosses darstellen, der sich durch frühzeitiges Auswachsen der Achselknospe

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des obersten Laubblattes fortsetzt. Diese Sympodialtheorie ist heute fa völlig durchgedrungen, und von neueren Forschern spricht sich besonde VELENOVSKY sehr entschieden zu ihren Gunsten aus.

Alle früheren Untersuchungen behandelten jedoch in erster Linie *Vit vinifera* L. und daneben in zweiter *Parthenocissus quinquefolia* Planch den sogenannten wilden Wein. Andere Vitaceen wurden nur in geringe Zahl zum Vergleich herangezogen, da das Untersuchungsmaterial nich sehr reich war und auch nicht allzuviele Arten in den botanischen Gärte gepflegt wurden.

Inzwischen hat die Zahl der überhaupt bekannten Vitaceen und da von ihnen in den Herbarien vorhandene Material in nicht erwartetem Maß zugenommen. Sehr stark hat dazu die Erschließung Afrikas in den letzte beiden Jahrzehnten beigetragen, und neben anderen Landstrichen habe besonders unsere deutschen Kolonien eine Fülle neuer Arten geliefert, di von dem altbekannten Bild der Vitaceen zum Teil sehr erheblich ab weichen. Zunächst sei da, um gleich die seltsamsten Formen zu nenne auf die südwestafrikanischen Cissusbäume mit dicken, fleischigen, weiche Stämmen hingewiesen, die sich, wenn sie verzweigt sind, in schenkelstark Äste teilen. An ihren Stamm- und Astspitzen sitzen einfach gebaute, ranken lose, sehr rasch blühende und wieder absterbende Blütensprosse. Da gib es andere Arten, die echte Steppenstauden darstellen. Ihre aufrechte rankenlosen Blütentriebe sterben alljährlich nach der Fruchtreife ab, un im nächsten Jahre sprießen neue aus dem holzigen oder fleischigen Wurzel stock hervor. Weiter haben wir Arten, die zwar zahlreiche, den Blätter gegenüberstehende Blütenstände besitzen, bei denen man aber noch ni Ranken gefunden hat, und schließlich kennen wir eine große Zahl vo solchen Formen, die äußerlich ziemlich dem Aussehen des Weinstock ähneln und sich wie dieser durch den Besitz von Ranken auszeichnen.

Diese großen Unterschiede im gesamten Aussehen und in der Ausbildun der Vitaceen gaben den Anlaß, die Familie auf ihren Sproßaufbau hi genauer vergleichend zu untersuchen. Dabei sind die afrikanische Arten in erster Linie berücksichtigt worden, da sie die eigenartigste Formen enthalten und im Botanischen Museum zu Dahlem am reichste vertreten sind. *Leea* jedoch, die einzige Gattung der Unterfamilie d Leeoideen, ist in der vorliegenden Untersuchung nicht mitbehandelt, da s von den Vitoideen im Blüten- und Fruchtbau wie auch in ihrem sonstig Verhalten so erheblich abweicht, daß man schon mehrfach vorgeschlag hat, sie als selbständige Familie abzutrennen. Trotzdem wäre sie hi zum Vergleich herangezogen worden, wenn ihre Sproßverhältnisse irge welches Licht auf den Aufbau der Vitoideen geworfen hätten. Das w aber, wie einige Proben lehrten, in keiner Weise der Fall. Es sind de halb auch, wenn im folgenden von Vitaceen die Rede ist, immer nur d Vitaceen im engeren Sinne, die eigentlichen Vitoideen gemeint.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Der Aufgabe der vorliegenden Arbeit wird es am besten entsprechen, wenn sie gegliedert wird in einen beschreibenden oder morphologischen und einen deutenden oder phylogenetischen Abschnitt. Im morphologischen Abschnitt sollen zunächst die Keimpflanzen mit ihren Organen gemeinsam besprochen werden. Darauf werden wir uns der weiteren Entwicklung der Pflanzen zuwenden und die verschiedenen Organe und Organgruppen nacheinander behandeln, und zwar in einer Reihenfolge, die vielleicht etwas willkürlich erscheinen mag, die mir aber für die Darstellung der Untersuchungsergebnisse als die geeignetste erscheint. Es kann in diesen Abschnitt natürlich nicht vermieden werden, auf manche schon hinreichend bekannte Verhältnisse, namentlich von *Vitis vinifera*, nochmals einzugehen, wenn ein einigermaßen abgerundetes Bild von Sproßaufbau der Vitaceen gegeben werden soll. — Der phylogenetische Abschnitt soll dann die im morphologischen Teil festgestellten Tatsachen zusammenfassen, die Typen des Sproßaufbaus feststellen, ihre Verbreitung und die Ursachen ihrer Entstehung untersuchen.

II. Morphologischer Teil.

1. Keimpflanzen.

Von den Keimpflanzen der Vitaceen ist bisher nur eine sehr kleine Zahl bekannt geworden, sodaß hier noch große Lücken auszufüllen sind. Planmäßige Keimversuche größeren Maßstabes hat man bisher auch noch nicht vorgenommen, und einige kleinere Versuche, die ich selber angestellt habe, sind erfolglos verlaufen. Dadurch sind mir an lebenden Vitaceenkeimpflanzen nur solche von *Vitis vinifera* und und *Parthenocissus quinquefolia* zu Gesicht gekommen.

Alle bisher beobachteten Keimpflanzen von Vitaceen besitzen oberirdische, ergrünende, meist ziemlich große und langgestielte Keimblätter, wogegen die verwandte Familie der Rhamnaceen teils oberirdische, teils unterirdische Keimblätter aufweist. Während die Keimblätter, bei den Vitaceen sehr einheitlich ausgebildet zu sein scheinen, zeigen sich beim Hypokotyl wesentliche Unterschiede: bei manchen Arten ist es unterirdisch, bei den meisten bisher beobachteten bleibt es jedoch über dem Erdboden. Wo es unterirdisch ist, verdickt es sich bisweilen zu einem rübenartigen Wurzelstock, wovon im handschriftlichen Nachlaß von Al. Braun zwei Fälle aufgezeichnet sind. Der eine bezieht sich auf *Ampelocissus sarcocephala* Schwfth.; danach scheinen sogar die Stiele der Keimblätter ein Stück in den Boden eingesenkt gewesen zu sein. Die andere Art ist *Cissus nivea* Hochst. aus Abyssinien, die 1873 aus Schimperschem Samen erzogen worden war. Sie befindet sich im Berliner Herbarium und besitzt die besondere Eigentümlichkeit, daß die beiden Keimblätter zu einem breit-nierenförmigen, zweilappigen Blattgebilde und die zwei Blattstiele zu einer langen Rinne verwachsen sind, die am Grunde scheiden-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

artig die Plumula umschließt. Ob es sich hier um eine besondere Mißbildung handelt, die nur ein einziges Exemplar betraf, oder ob eine solche scheinbare Einblättrigkeit bei dieser Art häufiger vorkommt oder gar für sie bezeichnend ist, geht leider aus BRAUNS Notizen nicht hervor. Außer diesen beiden ist nur noch eine einzige Art mit unterirdischem Hypokotyl bisher aufgefunden worden, *Cissus hypoglauca* A. Gray, die LUBBOCK in seinem großen Keimpflanzenwerk abbildet, aber leider nur in ihren oberirdischen Teilen. In der Beschreibung sagt er, das Hypokotyl »bleibe unentwickelt«, was vermutlich nur sagen soll, daß es unter der Erde bleibt.

Bei der Mehrzahl der Vitaceen finden wir, soweit bisher bekannt ist, ein oberirdisches Hypokotyl, das je nach der Organisation der Art bisweilen früh verholzt, aber auch lange krautig bleiben und sogar etwas fleischig werden kann, wofür *Cissus rotundifolia* (Forsk.) Vahl ein Beispiel bietet.

Auf die Keimblätter folgt noch in derselben Wachstumsperiode eine größere oder geringere, meist nicht genau festgelegte Zahl von Laubblättern. Bei *Parthenocissus quinquefolia* sind es nur wenige, zwei bis drei, bisweilen aber auch nur ein einziges. *Vitis vinifera* besitzt eine größere Zahl, bis zu 10, und auch bei *Cissus rotundifolia* sind gegen 10 beobachtet wordeu. Eine die Ruhepause überdauernde Endknospe an den Stämmchen der Keimpflanzen ist bisher noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen. Bei den Arten mit Winterruhe wachsen vielmehr die Keimpflanzen solange weiter, wie die Witterung es erlaubt; tritt die ungünstige Jahreszeit ein, so stirbt, wie man dies bei *Vitis vinifera* gut beobachten kann, der noch nicht ausgereifte oberste Teil des Stämmchens bis zu irgend einer Achselknospe hin ab.

In diesen Fällen handelt es sich um Arten, die eine scharf ausgeprägte winterliche Ruhepause durchzumachen haben. Wie es mit Keimpflanzen aus Landstrichen mit geringeren Klimaschwankungen oder mit Trockenruhe steht, weiß man noch nicht genau. Jedenfalls läßt sich an allen bisher beobachteten Keimpflanzen feststellen, daß sie ein reines, unverzweigtes Monopodium darstellen, und daß eine Rankenbildung an ihnen nicht stattfindet.

Die Blattstellung der untersuchten Keimpflanzen ist immer spiralig, und zwar herrscht die $^2/_5$-Stellung vor, doch findet man ab und zu auch etwas andere Zahlenverhältnisse. Die Tatsache der Spiralstellung überhaupt ist sehr wichtig, da wir bei den weiteren Entwicklungsstufen fast immer nur die zweizeilig-alternierende Blattstellung finden. Die einzigen Ausnahmen davon bilden zwei südwestafrikanische, baumförmige Cissusarten, wie später noch besprochen werden soll.

Ebensowenig wie Ranken hat man bei den Keimpflanzen bisher Blütenstände nachweisen können; es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß solche einmal aufgefunden werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

In sämtlichen Blattachseln der Keimpflanzen, auch in denen der Keimblätter, werden Knospen angelegt. Meist sind diese Knospen einfach; bei einer ganzen Anzahl von Arten jedoch, zu denen auch *Vitis vinifera* gehört, trifft man statt einfacher überall Doppelknospen an, die aber in ganz gleicher Ausbildung an den weiteren Entwicklungsstufen der Pflanze auftreten und später besprochen werden sollen.

2. Weitere Entwicklung.

a. Knospen.

Wie nun die ersten Stufen der Weiterentwicklung bei den Vitaceenkeimpflanzen beschaffen sind, weiß man genauer nur von einigen kletternden Arten. Über Steppenstauden liegen noch keine derartigen Beobachtungen vor. Es ist jedoch von vornherein klar, daß der Entwicklungsvorgang bei ihnen ein ganz anderer sein wird als bei den Arten mit oberirdischer Stammbildung. Leider haben wir von unterirdischen Vitaceenstämmen noch so gut wie gar kein Untersuchungsmaterial; was vorhanden ist, stammt von älteren Pflanzen, bei denen der ursprüngliche Aufbau durch die Entstehung zahlreicher Seitensprosse zweiten und höheren Grades schon stark verschleiert ist.

Knospen finden sich bei den Vitaceen in der Regel in jeder Blattachsel. Als das bekannteste Beispiel hierfür ist *Vitis vinifera* anzuführen. Aber es kommen auch Ausnahmen vor, unter denen *Parthenocissus quinquefolia* die wichtigste ist. Hier fehlt nämlich an jedem dritten Blatt, und zwar immer an dem, das der unteren von zwei aufeinander folgenden Ranken (oder Blütenständen) gegenübersteht, die Achselknospe. Dies ist sehr auffällig, aber man hat bisher noch keine ausreichende Erklärung dafür finden können. Wir werden später noch einmal darauf zurückkommen müssen.

Selbst dort, wo Knospen in allen Blattachseln vorkommen, scheinen sie vielfach ungleichwertig zu sein. Man kann nämlich beobachten, und zwar besonders deutlich an fast allen rankenden Arten der Gattung *Cissus*, daß die Achselknospen an den rankenlosen Knoten denen an den rankentragenden in der Entwicklung bedeutend voraus sind. Vielfach fangen die Knospen der Rankenknoten erst an auszutreiben, wenn an den Sprossen der rankenlosen schon Blütenstände ausgebildet werden. Die an den verschiedenen Knoten auftretenden Sprosse zeigen aber untereinander außer dem verschiedenen Austreiben keinerlei weitere Unterschiede. — Ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei vielen der rankenlosen Cissusarten, soweit sie sympodial gebaut sind. Bei ihnen treibt ebenfalls an jedem dritten Knoten die Knospe früh aus, während sie sich an den andern erst später ausbildet oder aber überhaupt nicht mehr auswächst. Auf alle diese Dinge müssen wir später in anderem Zusammenhang nochmals eingehen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es treten nun, wie vorhin schon erwähnt wurde, in den meisten Fällen einfache Knospen auf, in manchen aber auch vorwiegend Doppelknospen. Jedoch finden sich die Doppelknospen immer nur an bestimmten Zweiggenerationen, an den Lotten; niemals treten sie an den sogenannten Geizen auf. Als Beispiele seien wiederum *Vitis vinifera* und *Parthenocissus quinquefolia* genannt. Doppelknospen scheinen übrigens auf solche Arten beschränkt zu sein, die mit verholzten Zweigen oberirdisch den Winter überdauern; auch das Vorkommen verschiedenartiger Zweiggenerationen scheint im wesentlichen auf dieselben Arten beschränkt zu sein.

Bei den Pflanzen gleichmäßiger Klimate wachsen die Knospen in den Blattachseln in der Regel schon nach kurzer Ruhepause aus; dasselbe ist auch von den Knospen ihrer Keimpflanzen anzunehmen, obwohl darüber keine besonderen Angaben vorliegen. Bei den Arten, die im Besitz von Doppelknospen sind, wächst die eine Knospe häufig noch im Jahre ihrer Anlage zu einem kleinen Zweig aus; unterbleibt die Bildung eines Sprosses, so geht sie regelmäßig über Winter zugrunde, während die andere, inzwischen stark angeschwollene Knospe die ungünstige Jahreszeit überdauert und im neuen Jahr einen starken Schößling liefert.

b. Zweigarten.

So wie wir einfache und Doppelknospen unterschieden haben, so müssen wir jetzt auch einen Unterschied machen zwischen Zweigen mit einfachen und Zweigen mit Doppelknospen.

Die einfachen Knospen liefern im allgemeinen Zweige, die sich untereinander und von dem Muttersproß nicht wesentlich unterscheiden; auch aus ihren Knospen erwachsen wieder gleichartige Zweige. Der einzige Unterschied, der sich bemerkbar macht, ist der, daß an gewissen Knoten (den rankenlosen) sehr häufig die Knospen eher austreiben als an den anderen, wie es vorhin schon erwähnt wurde. In manchen Fällen scheinen aber die späteren Knospen nur dann auszuwachsen, wenn die Spitze des Mutterzweiges oder dessen früher austreibenden Achselknospen beschädigt worden sind. Darauf deutet unter anderem das Verhalten der *Cissus njegerre* Gilg, die ich in üppiger Entfaltung beobachten konnte. — Wo wir also nur eine Art von Knospen haben, finden wir auch nur eine Art von Zweigen.

Dagegen bilden sich wohl überall, wo Doppelknospen auftreten, auch zwei verschiedene Generationen von Zweigen aus. Diese Erscheinung war den Winzern von *Vitis vinifera* schon lange bekannt, ehe sie von Al. Braun genauer untersucht wurde, der dann auch die bei den Winzern üblichen Namen Lotte (oder Lohde) und Geize in die Litteratur einführte. Den Zweigwechsel von *Vitis vinifera* und seinen Zusammenhang mit den verschiedenen Knospen wollen wir nun genauer betrachten an der Hand der Angaben von Al. Braun und Eichler, die ich durchweg bestätigen kann.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die anfangs größere der beiden Knospen, die sich in allen Blattachseln der Keimpflanze, auch in denen der Keimblätter, vorfinden, kann noch im Sommer ihrer Entstehung zu einem kleinen, schwachen, beblätterten Zweig auswachsen, der meist im Herbst völlig bis zum Grunde abzusterben scheint. Im Falle, daß diese Knospe nicht während des Sommers austreibt, geht sie im Laufe des Winters zugrunde. Die zweite Einzelknospe, die anfangs bedeutend schwächer war, ist inzwischen sehr stark angeschwollen. Aber der Zweig, den die erste Knospe geliefert hat oder liefern sollte, ist tatsächlich nicht ganz abgestorben. Denn wie Al. Braun zuerst überzeugend nachgewiesen hat, gehört sie nicht dem Muttersproß, sondern dem schwachen Tochterzweig an, der als Geize bezeichnet wird. Sie ist die Achselknospe des einzigen Schuppenblattes, das die erste Knospe oder die aus ihr hervorgegangene Geize besitzt. Im folgenden Jahre wächst die lebendig gebliebene Knospe zu einem Trieb zweiter Ordnung aus, der von seinem Mutterzweig wesentlich verschieden ist und Lotte genannt wird. Die Lotte besitzt nun am Grunde zwei Schuppenblätter, während die Geize nur eines besaß. Darauf folgen bis zum Auftreten der ersten Ranke oder des ersten Blütenstandes 2—5 Laubblätter; die Geize bildet vor der ersten Ranke nur eines aus und trägt bei *Vitis vinifera* nie Blütenstände. Ferner sind auch die Knospen verschieden. In den Blattachseln der Lotte entstehen überall wieder Doppelknospen; die Geize kann immer nur einfache ausbilden. Diese Doppelknospen verhalten sich nun genau wie die der Keimpflanze, von denen wir ausgegangen sind: die anfangs stärkere kann zu einem Seitenzweig 3. Ordnung, zu einer Geize, auswachsen, während die andere, die wieder die erste Achselknospe des Geizensprosses darstellt, im folgenden Jahre zu einem Zweig 4. Ordnung wird, der in allem dem 2. Ordnung gleicht und wie dieser eine Lotte ist. So geht es nun immer weiter. Es tritt ein regelmäßiger Wechsel ein zwischen den schwachen, meist früh absterbenden, blütenlosen Geizen und den kräftigen, verholzenden, Blütenstände tragenden Lotten, die bis 40 oder mehr Laubblätter hervorbringen können. Aus den oberen Blattachseln der Geizen dagegen, die immer nur einfache Knospen tragen, können auch immer nur wieder Geizen entstehen. Niemals wird, von besonderen Mißbildungen abgesehen, eine Lotte anderswo erzeugt als aus der Knospe hinter dem Schuppenblatt am Grunde der Geize.

Abgesehen von den Verhältnissen an den untersten Knoten und von den Knospen gleichen sich Lotte und Geize in ihrem Aufbau. Wo an den Lotten ein regelmäßiger Wechsel von rankenlosen und rankentragenden Knoten stattfindet, ist er ebenso an den Geizen zu beobachten. Blütenstände jedoch kommen, wie schon erwähnt wurde, bei *Vitis vinifera* stets nur an den Lotten vor. Auch bei den anderen Arten der Gattung *Vitis* habe ich kein abweichendes Verhalten finden können. Dies ist übrigens sehr leicht verständlich, wenn man bedenkt, wie spät die Geizen stets

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auftreten und wie schwach sie immer entwickelt sind. Sie wären meistens einfach nicht imstande, die nötigen Nährstoffmengen für die Blütenstände herzustellen.

Bei *Parthenocissus quinquefolia* liegen die Verhältnisse sehr ähnlich, sodaß es wohl nicht nötig ist, hier auf sie noch besonders einzugehen. An anderen als den bei den Gattungen *Vitis* und *Parthenocissus* ist das Vorkommen zweier verschiedener Zweigarten nicht beobachtet worden.

c. Blattstellung.

Die Blattstellung ist bei den Vitaceen die zweizeilig-alternierende, also die $^1/_2$-Stellung; die Divergenzen zwischen den aufeinanderfolgenden Blättern betragen demnach 180°. Dreierlei Ausnahmen davon kommen vor, von denen zwei von der $^1/_2$-Stellung erheblich verschieden sind, während die dritte ohne Schwierigkeiten von ihr abgeleitet werden kann.

Die erste Ausnahme zeigen die Keimpflanzen, die, wie früher ausführlich besprochen wurde, Spiralstellung der Blätter besitzen. Als zweite Ausnahme finden wir die gleiche Spiralstellung der Blätter bei zweien der afrikanischen *Cissus*-Bäume. Diese seltsamen Pflanzen tragen am Ende ihres fleischigen Stammes oder ihrer ebenfalls fleischigen, dicken Äste dünne, kurze, beblätterte Blütensprosse, die gleich nach der Fruchtreife absterben. Vollkommen kahl verbringt dann der mit einer pergamentartigen Rinde bekleidete Stamm die Dürrezeit, bis er in der neuen Wachstumsperiode wieder einige beblätterte Blütensprosse treibt. Unter den 5—6 ähnlich gebauten Arten zeigen nun *Cissus Juttae* Dint. et Gilg und *Cissus Crameriana* Schinz nicht die zweizeilig-alternierende Blattstellung an den Blütensprossen wie ihre nächsten Verwandten, sondern sie besitzen echte Spiralstellung der Blätter als die beiden einzigen unter allen erwachsenen Vitaceen. Sie stimmen also darin mit den Keimpflanzen überein, woraus sich phylogenetisch wichtige Schlußfolgerungen ergeben, die aber nicht an diese Stelle gehören und erst im dritten Abschnitt dieser Arbeit gezogen werden können.

Eine dritte Eigentümlichkeit der Blattstellung findet sich nur bei der Gattung *Cissus*, und zwar allein in den Untergattungen *Cayratia* und *Cyphostemma*, nicht bei *Eucissus*. Sie muß hier näher behandelt werden. Bei vielen Arten dieser beiden Untergattungen kommen nämlich an bestimmten Stellen im Verzweigungssystem gegenständige Blätter vor. Diese sind meist übersehen worden, wenigstens habe ich in der morphologischen Litteratur keine Andeutungen darüber gefunden. Einzig in den Artbeschreibungen finden sich einige Hinweise auf gegenständige Blätter, die jedoch stets als Ausnahme oder als zufällige Erscheinung hingestellt wurden, so noch jüngst von Gagnepain[1]), der von *Cayratia* beiläufig mitteilt, daß

1) In Notulae systematicae I. Heft 10 (Paris 1911).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ausnahmsweise einmal zwei Blätter gegenständig seien. PLANCHON war der erste, der eine klare Angabe über dies Verhalten macht; er gibt in der Diagnose von *Cissus alnifolia* Schwfth.[1]) an: »foliis inferioribus alternis .... superioribus oppositis«. Er hatte erkannt, daß in der Blütenregion von *Cissus alnifolia* gegenständige Blätter als Regel vorkommen. Als ich daraufhin diese Erscheinung genauer verfolgte, ergab sich, daß sie bei sehr zahlreichen Arten der genannten Untergattungen zu finden ist und zwar immer an ganz bestimmten Stellen, nämlich unterhalb der anfangs wirklich endständigen Blütenstände.

Bei *Eucissus* werden in der Regel bei den aus den rankenlosen Knoten entspringenden Seitenzweigen erst zwei laubblatttragende Internodien gebildet, auf die dann der Pedunkulus mit seinem Blütenstand folgt. Bei *Cayratia* und *Cyphostemma* dagegen finden wir unter dem Pedunkulus häufig nur ein einziges Internodium, das an seinem oberen Ende zwei gegenständige Blätter trägt. Daraus ergibt sich schon der Schluß, daß hier das zweite, bei *Eucissus* ausgebildete Internodium unterdrückt, oder, wie man zu sagen pflegt, gestaucht ist. Dadurch rücken die sonst alternierend, also in verschiedenen Höhen befindlichen Blätter zusammen, sodaß sie ein Paar von gegenständigen Blättern bilden. Unter dem großen Vergleichsmaterial, das mir zur Verfügung stand, ließen sich auch öfter Fälle finden, in denen sich die Blätter nicht genau gegenüber stehen dadurch, daß das Internodium zwischen ihnen doch noch schwach ausgebildet war; bisweilen, wenn auch selten, trifft man ein zweites, völlig normal ausgebildetes Internodium und dementsprechend richtig alternierende Blätter an, genau so, wie es bei *Eucissus* die Regel ist.

Sehr eigentümlich ist nun die Verteilung der eben geschilderten Blattstellung innerhalb der beiden Untergattungen. Bei *Cayratia*, die nur echte Kletterpflanzen aufzuweisen hat, findet sie sich nur in dem Verwandtschaftskreis, dem *Cissus ibuensis* Hook. f. (s. Fig. 5, S. 531), *C. japonica* Willd. und *C. carnosa* Lamk. angehören, während sie bei den etwas anders gestalteten *C. debilis* (Bak.) Planch. und *C. gracilis* Guill. et Perrott. fehlt. Das ist um so seltsamer, als das Verbreitungsgebiet von *C. gracilis* fast genau mit dem von *C. ibuensis* übereinstimmt; sie kommen beide im gesamten afrikanischen Waldgebiet vor. Dadurch wird auch von vornherein die Vermutung widerlegt, daß wir es bei den Formen mit gegenständigen Blättern mit Anpassungserscheinungen an die jetzigen klimatischen Verhältnisse zu tun hätten; es wäre dann nicht einzusehen, warum gerade *C. ibuensis* gegenständige Blätter besitzt, und die neben ihr wachsende *C. gracilis* nicht. Leider habe ich wegen nicht ausreichenden Materials nur einen Teil der indisch-malaiischen Arten von *Cayratia* untersuchen können.

---

1) Monograph. d. Ampélidées (Paris 1887) p. 577.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Dagegen war das Material von der fast ausschließlich auf Afrika beschränkten Untergattung *Cyphostemma* nahezu vollzählig. Bei ihr sind Blattpaare unter den Blütenständen sehr weit verbreitet. Sie fehlen nur bei den monopodialen Formen, während sie bei den sympodial gebauten überall auftreten, seien diese nun aufrechte, rankenlose, oder kletternde, rankentragende Arten. Die Übergangsformen vom Monopodium zum Sympodium verhalten sich wie die aufrechten sympodial gebauten Arten.

Eine befriedigende Erklärung für das Vorkommen solcher gegenständiger Blätter kann vorderhand noch nicht gegeben werden. Da, wie wir schon gesehen haben, die gegenwärtigen klimatischen Verhältnisse ohne Einfluß zu sein scheinen, so bleiben nur zwei Deutungen übrig: entweder, wir müssen annehmen, daß hier frühere klimatische und biologische Einflüsse wirksam gewesen sind, oder aber, daß vielleicht besondere Druckverhältnisse in den Blattachseln vorliegen. Welche Erklärung die richtigere ist, oder ob beide nicht zutreffen und noch andere Kräfte auf die Ausbildung dieser Blattpaare eingewirkt haben, bleibt noch unentschieden. Vielleicht könnten künftige Experimentaluntersuchungen an lebenden Pflanzen einige Aufklärung geben.

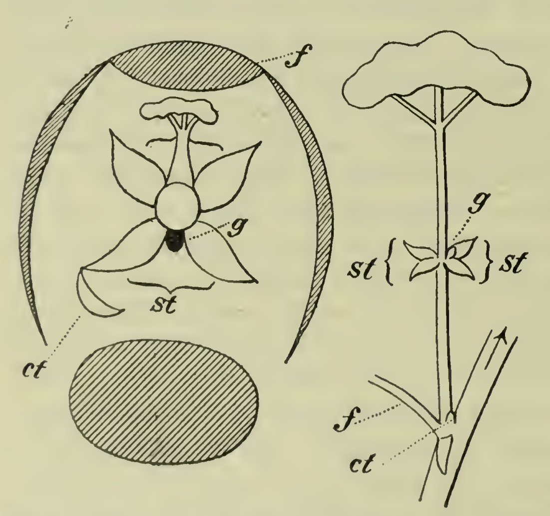


Fig. 1. *Cissus njegerre* Gilg. Grundriß und Ansicht des Blütensprosses eines rankenlosen Knotens (schematisch). *f* Blatt, *ct* Niederblatt, *st* Nebenblattpaare der unterdrückten Laubblätter des Blütensprosses, *g* Achselknospe des inneren dieser Laubblätter.

Es sei hier gleich noch erwähnt, daß sich in manchen Fällen die Spreiten der gegenständigen Blätter nicht ausbilden, sodaß die vier in gleicher Höhe sitzenden Nebenblätter einen Quirl bilden, der den jugendlichen Blütenstand umschließt (Fig. 1.). Dies habe ich mehrfach bei der lebend beobachteten *Cissus njegerre* Gilg feststellen können, einer Pflanze, die in den Regenwäldern Usambaras heimisch ist. In der Regel sind bei ihr allerdings die Spreiten normal ausgebildet. Bei den gegenständigen Blättern der *Cissus Engleri* Gilg dagegen, die in der zwischen Westusambara und dem Paregebirge liegenden Dornsteppe vorkommt, scheinen Spreiten völlig zu fehlen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

d. Zweigstellung.

Dadurch daß wir bei den Vitaceen fast immer die zweizeilig-alternierende Blattstellung haben, sind wir in der Lage, durch jeden selber noch nicht verzweigten Zweig eine Symmetrieebene zu legen. Sie fällt in die Richtung der Blattstiele und teilt die Blätter demgemäß in zwei genau gleiche Hälften. Auch die Blütenstände und Ranken fallen aus Gründen, die erst später erörtert werden können, in dieselbe Ebene und werden so auch in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften zerlegt. Diese Teilungsebene wollen wir im folgenden als die Mittelebene des Zweiges bezeichnen. Sowie nun aber ein Zweig seinerseits Seitenzweige bildet, ist es nur in wenigen Fällen mehr möglich, zwei spiegelbildlich gleiche Teile zu erhalten.

Die Mittelebenen von einander abstammender Zweige stehen in der Regel gekreuzt zu einander. Bei *Vitis vinifera*, bei der dies wohl am schärfsten ausgeprägt ist, stehen die Mittelebenen der ersten Geizen tangential zur Achse der Keimpflanze, die der ersten Lotten rechtwinklig zu denen der ersten Geizen; die Mittelebene einer jeden zweiten Geize steht wieder rechtwinklig zu der der zugehörigen ersten Lotte, und so fort. So kommt es, daß bei jedem aus einer Keimpflanzenknospe hervorgehenden Zweigsystem sämtliche Geizenmittelebenen unter einander parallel sind, ebenso wie die Mittelebenen der Lotten unter sich alle parallel stehen, aber in ihrer Gesamtheit rechtwinklig zu den Geizenebenen liegen. Auch die zahlreichen Geizen einer Lotte haben natürlich parallele Mittelebenen, da sie sämtlich zu der Mittelbene ihres Muttersprosses rechtwinklig angeordnet sind.

Nicht selten schneiden sich auch die Mittelebenen zweier aufeinander folgenden Zweigarten nicht genau im rechten Winkel, sondern etwas schief, was sich bei *Parthenocissus quinquefolia* gut beobachten läßt. Aber auch hier sind die Mittelebenen jeder 1., 3., 5. .... und ebenso jeder 2., 4., 6. .... Zweiggeneration untereinander parallel, so daß sich doch alle unter demselben Winkel schneiden. Etwas schief liegen auch die Knospen von *Cissus Baudiniana* Hort. Paris. und *Cissus njegerre*. Bei einer ganzen Anzahl von weiteren Arten scheinen sie ebenfalls mehr oder weniger schief zu stehen; dies läßt sich aber an dem Herbarmaterial meist nicht ohne Schädigung feststellen und ist in solchen Fällen nicht weiter untersucht worden.

Es gibt aber nun noch eine ganze Reihe von Arten, bei denen die Mittelebenen der Tochterzweige zu der des Mutterzweiges parallel stehen. Besonders auffällig ist das bei manchen Arten der Gattung *Ampelopsis*, von der ich *A. heterophylla* Sieb. et Zucc. (Fig. 2) und *A. aconitifolia* Bunge lebend beobachten konnte. Während sonst die Achselknospen meist eine kürzere oder längere Ruhepause durchmachen, wachsen sie bei diesen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

beiden Arten schon sehr früh aus; eine Ruhepause tritt hier überhaupt nicht ein, und in Übereinstimmung damit habe ich auch keinerlei Schuppenblättchen an den Achselsprossen finden können. Auch an diesen entwickeln sich die Seitenzweige sehr rasch. Das kann sich in einem Sommer noch mehrfach wiederholen, und so kann es vorkommen, daß in sehr kurzer Zeit 4—5, ja bisweilen noch mehr von einander abstammende Zweiggenerationen auftreten. Dabei sind die Zweige der verschiedenen Ordnungen alle gleich gebaut; von einem Wechsel zwischen Lotten und Geizen, wie bei *Vitis vinifera*, ist nichts festzustellen. Da aber nun hier überall die Mittelebene des Tochtersprosses mit der des Muttersprosses zusammenfällt, so ist es hier möglich, durch ein großes Verzweigungssystem, nicht bloß durch einen Einzelzweig, eine Ebene zu legen, die es in zwei genau spiegelbildlich gleiche Hälften teilt. Das ist bei *Vitis vinifera* nicht möglich, denn bei der gekreuzten Stellung der zweiten Zweiggeneration gegen die erste fallen deren Blätter abwechselnd rechts und links zur Mittelebene und stehen auch, da wir ja alternierende Blätter haben, in verschiedenen Höhen.

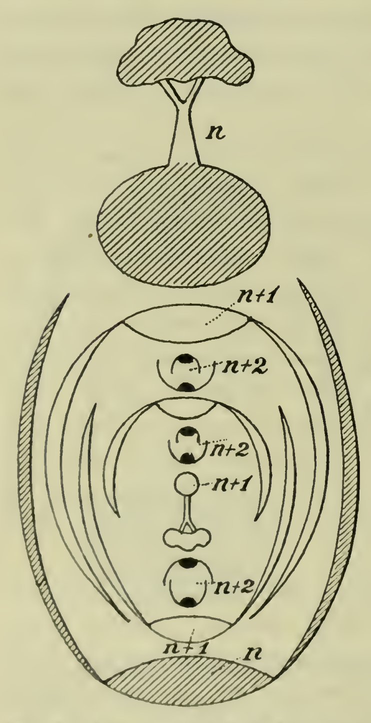


Fig. 2. *Ampelopsis heterophylla* Sieb. et Zucc. Grundriß eines Zweiges (schematisch); *n* erste, $n+1$ zweite, $n+2$ dritte Zweiggeneration.

Wie diese Eigentümlichkeit von *Ampelopsis* zu erklären ist, bleibt noch eine offene Frage. Wichtig scheint es zu sein, daß die Achselknospen keinerlei Ruhepause durchmachen. Das Meristem, das sich in den Blattachseln erhält, hat offenbar schon sehr früh eine derartig große Nahrungszufuhr erhalten, daß es ungewöhnlich rasch auswächst und dadurch auch das noch weiche Blattpolster nach außen drängen kann. Infolgedessen wird der Vegetationskegel frühzeitig von dem Drucke, den die Abstammungsachse einerseits, das Blattpolster andererseits ausübt, befreit. Wo ein starker Druck stattfindet, da pflegen die ersten Blattanlagen an den Stellen schwächsten Druckes, also meist transversal zum Blatt, aufzutreten. Hier aber fehlt der Druck, und es wäre nun wohl möglich, daß dieser Umstand es bewirkt, daß die ersten Blattanlagen median entstehen. Ob damit aber eine ausreichende Erklärung gegeben ist, wird sich nur durch Experimentaluntersuchungen feststellen lassen. Für eine solche Deutung spricht es jedenfalls, daß sich überall da, wo eine Achselknospe durch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Seitwärtsdrängen des Blütenstandes vom Druck befreit wird, ebenfalls nicht eine transversale, mit der Abstammungsachse gekreuzte, sondern immer eine mediane, in die Mittelebene des Mutterzweiges fallende Blattstellung beobachten läßt. Auf diesen Punkt werden wir später bei der Besprechung des sympodialen Sproßaufbaus nochmals eingehen müssen.

e. Blütenstände.

Vom Keimen der Samen bis zum Auftreten von Blüten und Früchten pflegen bei Holzgewächsen und Stauden meist mehrere Wachstumsperioden zu vergehen. So liegen die Verhältnisse auch bei den Vitaceen, unter denen man bisher noch keine einzige Art mit nur ein- oder zweijährigem Entwicklungskreis beobachtet hat. Die Dauer der Entwicklung bis zur Blütenreife hat man bisher auch nur bei wenigen Arten genauer feststellen können. Sie beträgt beispielsweise für *Vitis vinifera* in unseren Breiten etwa 5—6 Jahre. Für die andern ihr ähnlich organisierten Arten gemäßigter Klimate wird man etwa die gleiche Zeit annehmen dürfen; für die sehr langsam wachsenden Bewohner der tropischen und subtropischen Steppengebiete ist sie sicher größer, aber für die in den feuchteren Strichen der heißen Zone heimischen Arten wohl ganz erheblich kürzer.

Die Blüten sind bei den Vitaceen stets zu meist reichblütigen Blütenständen vereinigt, die nur Schuppenblätter besitzen und von einem gewöhnlich sehr langen, nur selten fast verschwindenden Pedunkulus getragen werden. Eine eingehende Definition des Begriffes Blütenstand bei den Vitaceen zu geben, erscheint unnötig, da in den meisten Fällen durchaus nicht zweifelhaft ist, was man bei ihnen als Blütenstand anzusehen hat und was nicht; und für die wenigen Fälle, wo dies nicht von vornherein klar sein sollte, werden wir gleich ein Merkmal kennen lernen, das auch hier die Schwierigkeiten beseitigt.

Der Aufbau der Blütenstände selbst kann uns hier nicht bis in seine letzten Einzelheiten beschäftigen. Er soll nur soweit behandelt werden, als er uns Aufschlüsse geben kann über die vegetativen Teile der Pflanze, und besonders über die Ranken, die als den Blütenständen homolog und als aus ihnen hervorgegangen anzusehen sind. Daraus ergibt sich, daß wir nur die untersten Verzweigungen der Blütenstände zu berücksichtigen brauchen. Es treten außerdem in den oberen Teilen eine Anzahl von Progressionen auf, deren Besprechung das Bild nur weiter verwirren, nicht klären würde, ganz abgesehen davon, daß sie weit über den Rahmen der vorliegenden Arbeit hinausgreifen müßte.

Der Blütenstand selber wird von einem eingliedrigen Pedunkulus getragen, der nur bei einer nicht allzugroßen Anzahl von Vitaceen zeitlebens eine terminale Stellung besitzt. Bei der großen Mehrzahl sitzt er von vornherein oder wenigstens zuletzt scheinbar seitlich an einem Laubsproß an, und zwar immer einem Laubblatt gegenüber, während er, wie noch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gezeigt werden soll, in Wirklichkeit auch hier endständig ist. Für unsere Zwecke brauchen wir nur zwei- und mehrarmige Blütenstände zu unterscheiden. Bei den ersteren trägt der Pedunkulus an seinem oberen Ende, da wo der Blütenstand im engeren Sinne beginnt, meist ein einzelnes, nach außen fallendes, also vom Laubblatt am nächst tieferen Knoten um 180° abweichendes Schuppenblatt. Aus dessen Achsel entspringt nun in normalen Fällen der Seitenast des Blütenstandes, während der Hauptast natürlich den eigentlichen Sproßgipfel darstellt. Solche zweiteiligen Blütenstände mit einem Haupt- und einem Seitenast sind die Regel bei *Vitis*, *Ampelocissus*, *Parthenocissus*, *Rhoicissus* und, allerdings etwas abweichend, auch bei *Clematicissus*. Die ebenfalls zweiteiligen Blütenstände von *Ampelopsis* und *Cissus* subg. *Cayratia* besitzen kein Schuppenblättchen, sondern ihre beiden Arme sind gleichwertig und bilden die Zweige eines Dichasiums, dessen Endblüte bisweilen erhalten, gewöhnlich aber unterdrückt ist. — Wo wir nun einen Haupt- und einen Seitenast unterscheiden können, ist der Seitenast gewöhnlich ebenso stark ausgebildet wie der die gerade Fortsetzung des Pedunkulus bildende Hauptast. So finden wir es bei *Vitis* und *Parthenocissus*, und auch bei manchen Arten von *Ampelocissus*. Bisweilen jedoch fehlt der eine — und zwar immer der seitliche — Ast vollständig, oder er ist nur als winziges Spitzchen ausgebildet oder aber in eine Ranke umgewandelt, was für die meisten Arten von *Ampelocissus* bezeichnend ist. Dann besteht der Pedunkulus scheinbar aus zwei Teilen, die durch das Schuppenblättchen und die Ranke voneinander getrennt sind. Aber streng genommen darf nur das untere Internodium als Pedunkulus bezeichnet werden, denn das obere trägt nur einen Teilblütenstand. Wenn hier vom Pedunkulus die Rede ist, so ist immer nur das untere, den Teilblütenstand und die Ranke gemeinsam tragende Internodium gemeint, das nach oben durch ein Schuppenblättchen begrenzt wird.

Mehrarmige Blütenstände treffen wir nur bei zwei Untergattungen von *Cissus* an, bei *Eucissus* und bei *Cyphostemma*; die letztere besitzt gewöhnlich ein Pleiochasium mit 3—4 Armen, an deren Grunde nur selten Schuppenblätter zu finden sind. Eine Endblüte ist meist vorhanden, kann aber auch fehlen. Bei *Eucissus* dagegen finden wir einen durch Stauchung gebildeten scheindoldigen Blütenstand ohne Endblüte. Die Zahl der Doldenstrahlen ist sehr verschieden, sie kann drei betragen, aber auch bis zu acht steigen. In allen Fällen aber, mögen nun wenige oder zahlreiche Doldenstrahlen vorhanden sein, finden wir am oberen Ende des Pedunkulus zwei gegenständige Schuppenblättchen. Eine größere Zahl kommt nur ganz ausnahmsweise einmal vor. Damit haben wir aber auch das Merkmal gefunden, an dem wir in Zweifelsfällen erkennen können, ob wir es mit einem einzelnen Blütenstand oder mit einem aus mehreren Blütenständen zusammengesetzten Blütenzweig zu tun haben. Wo wir an den Knoten noch richtige Laubblätter oder doch dicht beisammensitzende Nebenblatt-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

paare in alternierender Stellung antreffen, handelt es sich mit Sicherheit um einen Blütenzweig. Wo wir dagegen die ersten gegenständigen Schuppenblättchen finden, da beginnt der eigentliche Blütenstand, und das Internodium unter ihnen ist der Pedunkulus.

Bei verschiedenen Gattungen der Vitaceen werden an den Blütenständen Ranken ausgebildet. Diese Fälle werden zweckmäßiger jedoch nicht im unmittelbaren Anschluß an die Blütenstände, sondern erst mit den übrigen Zwischenformen bei der Besprechung der Ranken erörtert werden.

Die Stellungsverhältnisse der Blütenstände zeigen, wie früher schon einmal kurz erwähnt wurde, zwei Haupttypen. In dem einfachsten Falle haben wir auf geradem, die Richtung des vorhergehenden Internodiums fortsetzenden Pedunkulus einen endständigen, zeit seines Lebens in seiner Stellung verharrenden Blütenstand. Dies Verhalten ist auf die Gattung *Cissus* und zwar auf die Untergattungen *Eucissus* und *Cyphostemma* beschränkt. Es findet sich einerseits bei *Cissus corylifolia* (Bak.) Planch. (*Eucissus*), andererseits bei den schon genannten baumförmigen südwestafrikanischen *Cissus*-Arten und einem ihnen ziemlich nahestehenden Verwandtschaftskreis, dem *Cissus juncea* Webb, *C. jatrophoides* (Welw.) Planch. u. a. angehören, und schließlich bei den mit *C. hypargyrea* Gilg verwandten Arten.

In der großen Mehrzahl der Fälle stehen die Blütenstände stets seitlich an einem Laubzweig, einem Blatt gegenüber. Um die Erklärung dieser Stellung, und der Stellung und Herkunft der Ranken drehte sich hauptsächlich die Erörterung, die in der Mitte des 19. Jahrhunderts heftig entbrannt war und außer manchen abenteuerlichen Erklärungsversuchen auch zu den beiden Theorien führte, die sich noch bis heute gegenüberstehen, wenn auch die Sympodialtheorie immer mehr Boden gewinnt. — Zu den Arten, um die es sich hier handelt, gehören vor allem sämtliche rankentragende, kletternde Vitaceen; aber gleiche Stellungsverhältnisse findet man ebenfalls bei einer Anzahl rankenloser Steppenstauden, aus den Gattungen *Cissus*, *Rhoicissus* und *Ampelocissus*, und schließlich noch bei einer Art von *Ampelopsis*.

Wenn man nun aber in der Lage ist, ein größeres Vergleichsmaterial heranzuziehen, so findet man interessante Formen, die Schritt für Schritt den Übergang von dem ersten Typus zum zweiten erkennen lassen und so zeigen, daß diese nicht schroff getrennt sind, sondern daß sich die seitliche Stellung allmählich aus der echt endständigen herausgebildet hat.

Cissus alnifolia (Fig. 3) ist hier hauptsächlich zu nennen. Diese im Ghasalquellengebiet heimische, aufrechte, rankenlose Art besitzt anfänglich einen aufrechten, endständigen Blütenstand; sie zeigt ferner bei sonst zweizeilig-alternierender Blattstellung am Grunde des Pedunkulus ein Paar gegenständiger Blätter, eine Erscheinung, die schon bei den Blattstellungsverhält-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nissen erörtert worden ist. Aus der Achsel des morphologisch oberen von diesen beiden Blättern wächst nun schon zu einer Zeit, wo die Blütenknospen sich eben erst entfalten, ein Sproß auf, der sehr rasch erstarkt, sich allmählich in die Richtung seiner Abstammungsachse einstellt und dabei den Blütenstand, der bisher diese Stellung einnahm, immer mehr zur Seite drängt. Zuletzt hat es den Anschein, als ob der Blütenstand seitlich an einem ununterbrochenen, einheitlichen Laubsproß ansitze, oder gar, daß er an einem solchen unmittelbar aus der Achsel eines Laubblattes entspränge. Während anfangs der Sproß ein echtes, mit einem Blütenstand schließendes Monopodium darstellte, haben wir jetzt die Bildung eines Sympodiums aus dem Monopodium infolge Verdrängung des Sproßgipfels durch einen Seitensproß stufenweise beobachten können.



Fig. 3. *Cissus alnifolia* Schwfth. Blütenstand vor und nach der Verdrängung durch den auswachsenden Achselsproß eines der beiden gegenständigen Blätter (schematisch).

Wirkliche, unmittelbar achselständige Blütenstände kommen, soweit meine Beobachtungen reichen, bei den Vitaceen überhaupt nicht vor. Selbst wo sich in den Artdiagnosen die Bezeichnung »inflorescentiae axillares« findet, handelt es sich nicht um Blütenstände, deren Pedunkulus ohne vorhergehende, Laubblätter tragende Internodien der Achsel eines Blattes entspringt; dem Pedunkulus gehen vielmehr immer ein oder zwei, meist Laubblätter führende Internodien voraus. Daran erkennt man, daß es sich bei diesen angeblich achselständigen Blütenständen in Wirklichkeit um einen Zweig handelt, der oben mit einem Pedunkulus und Blütenstand abschließt. Die dem Pedunkulus vorhergehenden Internodien werden bei der weiteren Entwicklung in der Regel zu einem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bestandteil der Zweigachse, und trotzdem bleibt noch ein echter Pedunkulus erhalten.

Bei den *Cissus*-Arten, die unter dem Blütenstand gegenständige Blätter besitzen, liegt allerdings, wenn der Achselsproß des einen Blattes ausgewachsen ist, die Meinung sehr nahe, daß der Blütenstand, der nun scheinbar in der Achsel eines Blattes steht, auch wirklich achselständig ist. Solange man das Vorkommen gegenständiger Blätter bei *Cissus* als rein zufällig ansah, und solange man nur die fertig ausgebildeten Zweige untersuchte, mußte man in diesen Irrtum verfallen. So hat sich auch kürzlich noch Gagnepain geirrt, wenn er in seiner Bearbeitung der indisch-malaiischen Arten von *Cissus* subg. *Cayratia*[1]) angibt, es kämen bisweilen gegenständige Blätter vor, und die Blütenstände seien axillär. Ich habe in einem früheren Abschnitt nachgewiesen, daß bei einer recht großen Zahl von *Cissus*-Arten regelmäßig gegenständige Blätter vorkommen und eine ganz bestimmte Stellung im Sproßaufbau einnehmen. Und nun haben wir an *Cissus alnifolia* gesehen, daß es sich auch bei Blütenständen, die scheinbar in der Achsel eines der beiden gegenständigen Blätter stehen, doch in Wahrheit um terminale Gebilde handelt, die nur durch einen Seitensproß in eine solche Lage gedrängt worden sind. Abgesehen davon, daß *Cayratia* stets Ranken besitzt, verhält sich der Sproßaufbau der meisten Arten sehr ähnlich wie der von *Cissus alnifolia.* Die Beobachtung des Endzustandes führt hier zu allerhand Irrtümern, und nur die Beobachtung der verschiedenen aufeinander folgenden Entwicklungsstufen vermag solche Fälle aufzuhellen.



Fig. 4. *Parthenocissus quinquefolia* Planch. Drei Stufen der Entwicklung eines Blütenzweiges (näheres s. im Text) (schematisch).

Ganz ähnliche Übergipfelungserscheinungen wie die von *Cissus alnifolia* lassen sich, wie schon früher erwähnt, auch noch bei rankenden Vitaceen beobachten. Eins der besten Beispiele ist *Parthenocissus quinque-*

[1]) In Notulae systematicae I, Heft 10, Paris, Jan. 1911.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

folia (Fig. 4), nur muß man hier die von früheren Beobachtern fast allein berücksichtigten raschwüchsigen reinen Rankentriebe vermeiden und sich an langsamer wachsende, Blütenstände tragende Zweige halten. An ihnen finden wir nach 3—4 Niederblättern am Grunde einige wenige Laubblätter und schließlich als Abschluß des Zweiges einen endständigen Blütenstand dessen Pedunkulus die gerade Fortsetzung der tieferen Internodien bildet Eine Endknospe besitzt der Zweig nicht. Dafür aber bemerken wir in der Achsel des obersten Laubblattes eine starke Knospe, die nach sehr kurzer Ruhepause austreibt und zwar gewöhnlich schon zu einer Zeit, wo die Blüten des Blütenstandes noch lange nicht zum Öffnen reif sind. Diese Knospe wächst sehr rasch und kräftig aus und der neue Trieb stellt sich dabei, genau wie wir es bei *Cissus alnifolia* beobachtet haben, in die Richtung des Muttersprosses, wodurch natürlich der schwache Pedunkulus zur Seite gedrängt wird. Der Fortsetzungssproß besitzt nach einem einzigen Internodium ein vom nächst tieferen um 180° abweichendes, also zu ihm wechselständiges Laubblatt und schließt dann schon mit Pedunkulus und Blütenstand. Auch dieser wird nun nach kurzer Pause verdrängt und zwar von einem neuen Sproß 3. Ordnung (wenn man den ersten mit einem Blütenstand schließenden als Sproß 1. Ordnung bezeichnet), der aus der Achsel des nun obersten Laubblattes entspringt. Dieser ist nun aber etwas anders beschaffen als sein Vorgänger; er besitzt nämlich zwei Internodien und zwei Blätter, und schließt dann erst mit einem Blütenstand ab. Dabei steht sein unterstes Blatt wieder alternierend zu dem nächst tieferen, so daß die Blattstellung bis hierher völlig einheitlich die zweizeilig-alternierende ist. Sie bleibt es auch für die folgenden Sproßgenerationen, die sich, wie bisher, ganz gesetzmäßig ablösen. Aus der Achsel des obersten Blattes entspringt nämlich jetzt wieder ein Sproß, der sich nur mit einem blatttragenden Internodium an dem Aufbau der gemeinsamen Zweigachse beteiligt, und ursprünglich als Seitengebilde dieses Sprosses 4. Ordnung entsteht, genau wie vorher, einer 5. Ordnung, der wieder zwei Internodien zur Zweigachse liefert. So kann es nun durch viele Generationen hindurch fortgehen. Wir haben einen regelmäßigen Wechsel von ein- und zweigliedrigen Sympodialsprossen, von denen jeder als Seitengebilde an seinem Vorgänger entsteht, aber sich frühzeitig in dessen Richtung stellt. Sie bilden zusammen einen scheinbar völlig einheitlichen Zweig, dessen Blattstellung auch, wie eben schon gesagt wurde, völlig einheitlich ist.

Allein die Blütenstände verraten durch ihre Stellung, daß hier eben doch besondere Verhältnisse vorliegen; aber auch bei ihnen läßt sich eine meist sehr streng festgehaltene Gesetzmäßigkeit erkennen. Erstens nämlich stehen die Blütenstände den Blättern genau gegenüber, um 180° von ihnen abweichend. Nie unter allen Vitaceen findet man, daß sie aus der Mittelebene des Zweiges herausfallen oder mehr oder minder gekreuzt zu ihr stehen. Das hat einen sehr einfachen mechanischen Grund. Das Meristem,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

aus dem der jeweilige Achselsproß hervorgeht, schiebt sich fast wie ein Keil ein zwischen den Blattgrund und den Anfang des Pedunkulus. Da nun die Mittelebene des Achselsprosses genau mit der des Muttersprosses zusammenfällt und beide durch sie in zwei spiegelbildlich völlig gleiche Hälften zerlegt werden, so ist auch der Druck rechts und links der Mittelebene der gleiche. Da ferner der Blattgrund, der offenbar schon früh eine bedeutende Festigkeit erlangt, nicht nachgibt, so muß der schwache Pedunkulus genau in der Richtung der Mittelebene von dem Blatt abgedrängt werden; da andere, seitlich gerichtete Kräfte hier überhaupt nicht auftreten, so bleibt der Blütenstand in der Mittelebene des Zweiges.

Als zweites auffälliges Verhalten der Blütenstände ist bei *Parthenocissus quinquefolia* zu nennen ihre ungleiche Verteilung auf die Knoten. Wir hatten beobachtet, daß bei den Blütenzweigen auf einen eingliedrigen Sympodialsproß ein zweigliedriger folgt und daß dann der Wechsel von neuem stattfindet. Es kommen also auf je drei Knoten (oder Internodien, wie man rechnen will) nur zwei Blütenstände. Der zweite wird genau wie der erste von seinem Blatt abgedrängt; da aber dies Blatt zum vorigen wechselständig ist, so fällt der zweite Blütenstand auf die dem ersten entgegengesetzte Seite. Der dritte Blütenstand folgt nach zwei Blättern, von denen das oberste auf die gleiche Seite fällt, wie das einzige des eingliedrigen Sympodialsprosses. Also muß auch der dritte Blütenstand auf dieselbe Seite fallen wie der zweite, von dem er jedoch durch einen blütenlosen Knoten getrennt ist. Der vierte Blütenstand steht nun am nächstfolgenden Knoten und abwechselnd zu dem dritten; dann folgt wieder die Lücke, und der fünfte steht über dem vierten, von dem er aber wieder durch den blütenstandslosen Knoten getrennt ist. Man kann also sagen, die Blütenstände stehen hier immer »paarweise«, wenn es erlaubt ist, diesen sonst in etwas anderem Sinne angewandten Ausdruck hier der Kürze halber in dieser besonderen Bedeutung zu benutzen. Das zweite »Paar« von Blütenständen hat aus den eben dargelegten Gründen eine andere Stellung wie das erste; das dritte dagegen und weiter ein etwa vorhandenes fünftes und siebentes Paar stimmen in ihrer Lage genau mit dem ersten überein, und das vierte, sechste usw. mit dem zweiten. Selten werden allerdings so viele Blütenstände hintereinander ausgebildet, und an ihrer Stelle treten häufig Ranken auf, aber bisweilen läßt sich doch eine ganz stattliche Zahl auffinden. Diese Feststellungen werden für uns in dem Abschnitt, der die Ranken behandeln soll, noch von besonderer Wichtigkeit sein.

Die eben geschilderte Verteilung der Blütenstände ist unter den Vitaceen sehr weit verbreitet und findet sich in fast allen Gattungen vor. Es gibt jedoch eine ganze Anzahl von Arten, besonders aus der Gattung *Cissus* (nur im subg. *Eucissus*), bei

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

denen wir den geschilderten Wechsel verschiedener Sympodialsprosse gar nicht oder nur an gewissen Zweigen nachweisen können. Alle Zweige einiger rankenloser und die Blütenzweige zahlreicher rankentragender Arten besitzen vielmehr an jedem Knoten einen seitlich stehenden Blütenstand, ohne daß sich an ihnen irgendwelche Verschiedenheiten feststellen ließen. Wir haben also hier Sproßketten vor uns, die aus lauter eingliedrigen Sympodialsprossen bestehen. Hierher gehören von rankenlosen Arten besonders *Cissus campestris* (Bak.) Planch., *C. Duarteana* Cambess. und *C. pannosa* (Bak.) Planch., sämtlich in Südamerika heimisch. An den rankentragenden Arten pflegen besondere, kurzgliedrige Blütenzweige ausgebildet zu werden, die an 10—12, ja bisweilen bis zu 20 aufeinander folgenden Knoten Blütenstände besitzen, während an anderen Zweigen kein einziger Blütenstand zu finden ist. Bemerkenswert bei diesen Arten ist übrigens, daß ihre Blütenzweige meistens ein beschränktes Wachstum haben dadurch, daß sie zuletzt einen Blütenstand aufweisen, der nicht mehr von einem Achselsproß des letzten Laubblattes aus seiner Lage verdrängt wird und zeit seines Lebens endständig bleibt. In selteneren Fällen kann sich jedoch auch nach einer großen Zahl von Blütenständen der Zweig noch als reiner Laub- und Klettersproß fortsetzen, indem an Stelle der Blütenstände, wie wir später noch sehen werden, Ranken auftreten. — Als Beispiele für kletternde Vitaceen mit eingliedrigen Sympodialsprossen in den Blütenzweigen seien hier genannt *Cissus Smithiana* (Bak.) Planch., *C. Barterii* (Bak.) Planch., *C. producta* Afzelius, *C. diffusiflora* (Bak.) Planch., *C. quadrangularis* L. und *C. cactiformis* Gilg aus Afrika, *C. adnata* Roxb. und *C. discolor* aus dem indisch-malaischen Gebiet, *C. Selloana* (Bak.) Planch. und *C. sicyoides* L. aus Südamerika. Alle diese Arten gehören zur Untergattung *Eucissus*. Außer bei ihr lassen sich ähnliche Verhältnisse nur noch bei der in Australien heimischen kleinen Gattung *Clematicissus* beobachten.

Während aber nun bei allen den genannten Arten und auch sonst bei der größten Mehrzahl der Wechsel der Sympodialsprosse, wo er überhaupt auftritt, streng regelmäßig verläuft, gibt es einige wenige, die große Unregelmäßigkeiten zeigen. Als solche ist in erster Linie anzuführen *Vitis labrusca* L.; bei ihr findet man häufig 3—5, Blütenstände tragende Knoten hintereinander, dann tritt ein blütenstandloser Knoten auf, und wieder nach einer unbestimmten, größeren oder geringeren Zahl von eingliedrigen Sympodialsprossen ein zweigliedriger. Dies Verhalten ist um so eigenartiger, als sonst in der Gattung *Vitis* ein recht streng innegehaltener Wechsel von ein- und zweigliedrigen Sympodialsprossen auftritt, der besonders bei *Vitis vinifera* leicht zu beobachten ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

f. Sympodialsprosse.

Jetzt, wo wir die Entstehung der seitlichen Blütenstände und ihre tellung kennen gelernt haben, können wir auch auf den Bau der Zweige äher eingehen. Ein beträchtlicher Teil dessen, was nun behandelt werden ɔll, hat zwar schon im Abschnitt über die Blütenstände vorweggenommen erden müssen, und ein anderer Teil kann erst im nächsten Abschnitt esprochen werden. Da aber der Schwerpunkt des nächsten, die Ranken ehandelnden Teils auf ein Gebiet fällt, das mit dem Aufbau der Sprosse cht so enge Beziehungen hat, erscheint es zweckmäßig, die Behandlung er Zweige gerade hier anzuschließen. Wir werden dabei auch einiges achholen, was früher bei der Besprechung der Knospen nur kurz gestreift erden konnte. Wir nehmen dabei vorläufig als nachgewiesen an, daß e Ranken genau wie die Blütenstände Endglieder von Laubzweigen sind; ann sind also auch die rankentragenden Laubzweige als Sympodien an-sehen.

Es läßt sich nun zuerst feststellen, daß überall da, wo an Blüten-veigen ein Wechsel von ein- und zweigliedrigen Sympodialsprossen auf-itt, dieser auch an der ganzen übrigen Pflanze zu finden ist. Nirgends heint es bei den hierher gehörigen Arten vorzukommen, daß an einzelnen veigen eine andere Regel des Aufbaus herrscht. Etwas anderes ist es, erdings bei den rankenden Arten, deren Blütenzweige nur aus einglied-gen Sympodialsprossen bestehen: an den Laubtrieben findet sich fast mer der sonst übliche Wechsel der Fortsetzungssprosse. Die Grund-lage scheint auch hier den Wechsel vorzuschreiben, und nur die Blüten-eige machen eine Ausnahme, die ja ihrer Aufgabe, möglichst zahlreiche ütenstände hervorzubringen, am besten entspricht. — Sympodialsprosse t mehr als zwei Internodien treten nur ganz zu unterst an den Zweigen f. Eins oder einige (die untersten) pflegen gestaucht zu sein und nur huppenblätter zu tragen. Bisweilen fehlen aber auch gestauchte Inter-dien vollkommen, und wir haben dann nur gestreckte, laubblattragende ieder des Zweiges. Eine etwas größere Zahl von Internodien kann man rigens in ganz gleicher Weise bei den monopodial gebauten Arten beob-hten; sie hat ihr Gegenstück nur in den zahlreicheren Internodien, e wir bei Keimpflanzen kennen gelernt haben. Bei den sympodialen veigen treten als höhere Sympodialsprosse immer nur ein- und zwei-edrige Gebilde auf, nie solche, die aus mehr Gliedern bestehen.

Einen kurzen Blick müssen wir noch auf die Verteilung der ein- und eigliedrigen Sympodialsprosse innerhalb der Gattungen werfen. Dabei gt sich, daß Arten, die immer nur eingliedrige Fortsetzungssprosse den, recht selten sind. Sie kommen allein bei *Cissus* subg. *Eucissus* d bei *Clematicissus* vor. Zahlreicher schon sind die Arten, deren ütenzweige aus lauter einzelnen Gliedern bestehen, während die Laub-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zweige einen Wechsel der Fortsetzungssprosse zeigen. Auch sie finden sich fast ausschließlich in der Gattung *Cissus* subg. *Eucissus*. Die große Überzahl aller sympodialen Vitaceenarten besitzt den, nicht immer ganz regelmäßigen, Wechsel zwischen ein- und zweigliedrigen Sympodialsprossen, so die Gattungen *Cissus* (subg. *Cayratia* und *Cyphostemma*), *Vitis*, *Ampelocissus*, *Ampelopsis*, *Parthenocissus*, *Pterisanthes*, *Rhoicissus*.

In diesem Zusammenhang müssen wir jetzt auf die Verhältnisse der Knospen eingehen, die schon früher behandelt sind, soweit es damals ohne Erörterung des sympodialen Aufbaus der Zweige möglich war. Bei *Vitis vinifera* hatten wir festgestellt, daß die Achselknospen der Lotte sämtlich Doppelknospen sind und sich untereinander völlig gleich verhalten. Da die Lotte nun hier ebenso gut wie bei *Parthenocissus quinquefolia* aus wechselnden ein- und zweigliedrigen Sympodialsprossen zusammengesetzt ist, so kann von drei aufeinander folgenden Knospen nur eine einzige eine primäre sein, nämlich diejenige, die in der Achsel des Blattes am rankenlosen (oder blütenstandlosen) Knoten steht. Die beiden anderen primären Knospen haben Sympodialsprosse geliefert, und zwar die eine einen zweigliedrigen, die andere einen eingliedrigen. Wenn wir also an den Knoten, die Blütenstände oder Ranken tragen, bei *Vitis vinifera* doch noch Knospen finden, so müssen das sekundäre sein, und zwar sind es, da sie in der Mittelebene des Zweiges stehen, seriale Beiknospen. Man sollte nun erwarten, daß die Knospen, die so verschiedenen Wertes sind, auch untereinander ungleich sein müßten. Das ist aber bei *Vitis* keineswegs der Fall. Es liegt nahe, eine Erklärung dafür in den Druckverhältnissen zu suchen. Daß die Knospen, aus denen Fortsetzungssprosse werden, die gleiche Mittelebene haben wie ihr Muttersproß, ist schon früher erwähnt worden, und gleichzeitig ist auch ausgesprochen worden, daß dies nur möglich ist infolge der Nachgiebigkeit des Pedunkulus. Denn sonst finden wir überall da, wo junge Sprosse sich in engen Winkeln anlegen, also vor allem in den Blattachseln, daß die ersten Organe quer zur Druckrichtung, an den Stellen des geringsten Druckes entstehen. Wenn dies nun richtig ist, so müßten wir dort, wo primäre Knospen unter starkem seitlichem Druck entstehen, vermuten, daß die ersten Seitenorgane transversal stehen. So sind auch die Entstehungsbedingungen der Knospen bei *Vitis vinifera*, die an blütenstandslosen Knoten gebildet werden; sie haben einerseits in der schon sehr früh starr werdenden Zweigachse ein Widerlager, andererseits wird auch der Blattgrund schon sehr früh fest und unnachgiebig. Und tatsächlich zeigen diese Knospen eine transversale Stellung der ersten Organe, was sich auch an den aus ihnen entstehenden Geizen deutlich ausdrückt, denn deren Mittelebene steht quer zur Mittelebene ihres Muttersprosses, der Lotte. Wir haben also eine verschiedene Ausbildung der primären Knospen: die einen, welche in der Lage sind, durch mehr oder minder frühzeitige Verdrängung des Endsprosses sich Raum zu verschaffen, zeigen die gleich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Blattstellung wie der Muttersproß, und die anderen, die sich in der Enge unter zweiseitigem Druck entwickeln mußten, liefern, wie theoretisch zu erwarten war, Sprosse mit quer zur Abstammungsachse verlaufender Mittelebene. Aber wie steht es mit den sekundären Knospen, den Beiknospen an den Rankenknoten? Infolge des Austreibens der primären Knospen sind auch sie eingeklemmt zwischen eine feste Zweigachse und den Blattgrund, und auch sie zeigen dementsprechend eine zum Muttersproß gekreuzte Mittelebene, genau wie die primären Knospen der rankenlosen Knoten.

Vitis vinifera stellt aber nur den in dieser Beziehung am höchsten entwickelten Typus dar. Wir wollen nun rückwärts gehen und die Vorstufen dieser Ausbildungsweise kennen lernen. Bei *Parthenocissus quinquefolia* finden wir etwas, was wir bei *Vitis* vermißt haben, nämlich ein stärkeres Austreiben der Knospen an den rankenlosen Knoten, also der Primärknospen. Dafür aber besitzt dieser Verwandtschaftskreis noch die schon früher erwähnte Eigentümlichkeit, daß überall am unteren von zwei rankentragenden Knoten die Achselknospe fehlt, eine Besonderheit, für die noch keinerlei Deutung gegeben werden kann. Noch einfacher als bei diesen Holzgewächsen, welche durch zweierlei Generationen von Zweigen ausgezeichnet sind, liegen die Dinge bei vielen tropischen, mehr krautartigen Lianen unter den Vitaceen. Als Beispiel soll hier *Cissus njegerre* besprochen werden, die lebend beobachtet werden konnte. Sie zeigt ebenfalls den regelmäßigen Wechsel von ein- und zweigliedrigen Sympodialsprossen, aber, was wir bei *Vitis* vergebens gesucht haben, können wir hier mit Leichtigkeit finden: es wachsen, entsprechend dem Unterschied von primären und sekundären Knospen die primären weit vor den anderen aus. So kommt es auch, daß diese Art, und mit ihr noch manche andere, z. B. *C. ibuensis* (Fig. 5), sich im wesentlichen aus den Knospen der rankenlosen Knoten verzweigt. Zur Ausbildung von Zweigen aus den sekundären Knospen, die an den Rankenknoten sitzen, liegt nur in Ausnahmefällen ein Bedürfnis vor, dann nämlich, wenn die früheren Seitensprosse oder der Hauptsproß Schaden gelitten haben. Irgend ein sonstiger Unterschied zwischen den späteren und den aus den Primärknospen ent-

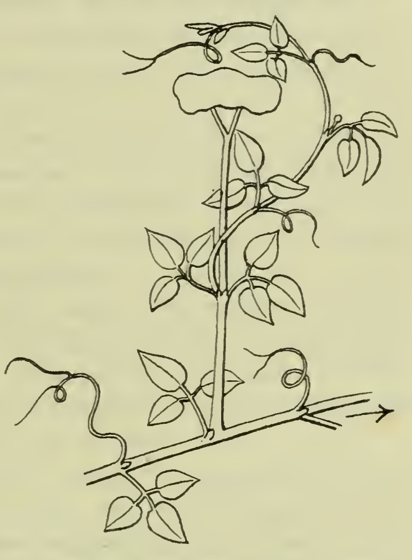


Fig. 5. *Cissus ibuensis* Hook. f. Blütensproß aus der Blattachsel eines rankenlosen Knotens. Der Blütenstand ist noch nicht zur Seite gedrängt. (Schematisch.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

standenen Zweigen läßt sich nicht feststellen. Die Ursache des früheren Austreibens der Primärknospen liegt einfach darin, daß sie ganz bedeutend früher angelegt werden als die anderen; vielfach fehlen die Sekundärknospen noch völlig, wenn die Primärknospen schon begonnen haben auszutreiben.

g) Ranken.

In den vorhergehenden Abschnitten ist mehrfach schon erwähnt worden, daß die Ranken den Blütenständen entsprächen und umgewandelte Blütenstände seien. Dem Nachweis, daß es sich tatsächlich so verhält, soll nun dieser Abschnitt gewidmet sein.

α) Stellung.

Wir wählen als Beispiel wieder *Parthenocissus quinquefolia*, an der wir die Verteilung der Blütenstände eingehend geschildert haben. Wenn wir nun diesmal sehr raschwüchsige Zweige zur Beobachtung wählen, so finden wir, daß genau an den Stellen und genau in der Lage, wo wir an den Blütenzweigen die Blütenstände gefunden haben, hier Ranken stehen, und daß die Ranken nur an solchen Stellen vorkommen, wo wir früher auch Blütenstände angetroffen haben. Jeder dritte Knoten, der keinen Blütenstand besaß, ist auch frei von Rankengebilden. Die Ranken treten dadurch auch genau in den »Paaren« auf, die für die Blütenstände beschrieben worden sind; jedes dritte, fünfte usw., also jedes ungerade Rankenpaar hat die gleichen Stellungsverhältnisse wie das erste, und sie verhalten sich also untereinander gleich; ebenso stimmen alle geraden Rankenpaare genau miteinander überein.

Bei sehr vielen Zweigen finden wir nun ferner, daß unten ein oder zwei Blütenstandspaare stehen, daß aber weiter oben am Zweig immer nur Ranken gebildet werden. Schon daraus müssen wir den Schluß ziehen, daß die Ranken den Blütenständen entsprechen, daß sie an Stelle von Blütenständen auftreten, ja wahrscheinlich aus solchen hervorgegangen sind. Und damit ist gesagt, daß sie wie die Blütenstände Endsprosse darstellen, Endsprosse der Sympodialglieder. Wir finden Ranken aber nur dort, wo Endsprosse zur Seite gedrängt sind, wo eine Übergipfelung stattgefunden hat. Noch niemals ist bei den Vitaceen an Stelle eines endständig bleibenden Blütenstands eine Ranke beobachtet worden. Den monopodial gebauten Vitaceen fehlen Ranken vollständig; wir können feststellen, daß das Auftreten von Ranken an das Vorkommen seitlich stehender, verdrängter Blütenstände gebunden ist.

Die Stellung der Ranken stimmt nun fast allgemein, nicht nur bei *Parthenocissus*, mit der Stellung der Blütenstände überein. Wo an jedem dritten Knoten der Blütenstand fehlt, da fehlt sicher auch an jedem dritten Knoten die Ranke. Allerdings darf man diesen Satz nicht umkehren, denn wir haben früher schon eine Anzahl von Cissusaten be-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sprochen, denen an jedem dritten Knoten der Laubsprosse die Ranke fehlt, während an den Blütenzweigen an jedem Knoten Blütenstände vorhanden sind. — Wo, wie bei *Vitis labrussa*, die Blütenstände unregelmäßig verteilt sind, sieht man bei den Ranken ebensogroße Unregelmäßigkeiten.

β) Übergangsformen.

Alles dieses wäre nun schon für sich allein ein vollgültiger Beweis für die Wesenseinheit, die Homologie von Blütenständen und Ranken. Wir können jedoch noch einen zweiten, nicht minder bündigen Beweis dafür liefern: wir sind nämlich in der Lage, eine große Fülle von Übergangsformen von Blütenständen zu Ranken nachzuweisen.

Der Hauptsache nach sind folgende fünf Formen zu unterscheiden:

1. Reine Blütenstände, die keinerlei Anpassungen zeigen, die sie zum Klettern geeignet machen könnten. Sie fehlen nur bei *Clematicissus* und *Pterisanthes* vollständig und sind sonst in allen Vitaceengattungen zu finden.

2. Blütenstände, die eine beginnende Ausbildung zum Kletterorgan bei gleichzeitig beginnender Abnahme ihrer Haupttätigkeit zeigen. Ihre Achsen, die noch sehr zahlreiche Blüten tragen, sind für Berührungsreize empfindlich und können schwache Schlingbewegungen ausführen (*Rhoicissus, Vitis*, *Ampelocissus*, *Ampelopsis*).

3. Blütenstände, bei denen die Anpassung an die Klettertätigkeit zu einer Arbeitsteilung geführt hat, indem die eine Hälfte ihrer ursprünglichen Tätigkeit unverändert erhalten geblieben ist, während die andere sich zu einem echten Kletterorgan umgebildet hat (*Ampelocissus*, *Clematicissus*, *Vitis*, *Rhoicissus*, *Pterisanthes*).

4. Ranken, die schon fast völlig die Merkmale der Blütenstände verloren haben und nur noch an den Spitzen ihrer Arme einige schwach ausgebildete und nur selten noch zur Reife gelangende Blüten besitzen (*Ampelopsis, Vitis*, *Rhoicissus*).

5. Reine Ranken, in deren Beschaffenheit nichts mehr daran erinnert, daß sie von Blütenständen herstammen, die also vollkommen an die Tätigkeit des Kletterns angepaßt sind. Sie sind, wie die reinen Blütenstände, bei fast allen Gattungen anzutreffen und fehlen, wie diese, nur bei *Pterisanthes* und *Clematicissus*.

Hier ist sofort hervorzuheben, daß die Gattungen nicht einheitlich gebaut sind, sondern daß bei bestimmten Arten häufig nur bestimmte Zwischenformen auftreten können, die den anderen fehlen, und umgekehrt; durch die den einzelnen Übergangsstufen beigefügten Gattungsnamen soll nur angegeben werden, ob überhaupt in einer Gattung die betreffende Ausbildung vorkommt. Über die Häufigkeit ihres Vorkommens, ob als Regel oder als Ausnahme, usw., soll damit noch nichts gesagt werden. Wir werden das bei der Besprechung der einzelnen Gattungen genauer zu verfolgen haben,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wollen die Übergangsformen vorher aber noch durch eine schematische Zeichnung darstellen (Fig. 6). Darin bedeutet *0* das völlige Fehlen der einen Tätigkeit, *1* ein ausschließliches Vorhandensein der einen; $^1/_2$ soll anzeigen, daß beide Tätigkeiten sich die Wage halten. In den Fällen, wo die eine die andere erheblich überwiegt, ist die stärkere mit $> ^1/_2$, die schwächere mit $< ^1/_2$ bezeichnet worden. Die fünf senkrechten Spalten stellen die fünf eben aufgestellten Übergangsstufen dar, und die dicke Linie soll schematisch angeben, wie sich die Haupttätigkeiten zueinander verhalten und wie mit der Abnahme der einen die andere zunimmt.

Mit diesem Schema soll nun aber keineswegs behauptet werden, daß diese Stufen in der Natur so scharf voneinander getrennt sind, wie wir die Trennung der Übersicht halber vorgenommen haben. Vielmehr findet man häufig genug Beispiele für einen ganz allmählich und schrittweise sich vollziehenden Übergang von einer Stufe zur andern. Ebensowenig läßt sich nachweisen, daß jede Stufe notwendig auf der früheren beruhe; im Gegenteil, sehr häufig scheint die eine oder andere ausgefallen zu sein, was auch schon aus der Aufzählung der Gattungen hervorgeht. So ist z. B. *Vitis* und *Rhoicissus* auf allen fünf Stufen vertreten, *Ampelocissus* auf vieren; dagegen ist *Clematicissus* nur ein einziges Mal genannt. Es scheinen also hier mehrere verschiedene Wege vom gleichen Ausgangspunkt zum gleichen Ziel vorhanden zu sein, die aber in dem Schema einheitlich zusammengefaßt sind. Auf welchem Wege die Umbildung bei den einzelnen Gattungen erfolgt ist, soll jetzt näher besprochen werden.

Ausbildung des Sproßgipfels als Kletterorgan

0 < ½ ½ > ½ 1

I II III IV V

1 > ½ ½ < ½ 0

Ausbildung des Sproßgipfels als Fortpflanzungsorgan

Fig. 6. Schema für die Übergänge von Blütenständen zu Ranken. (Erklärung im Text.)

An dem Beispiel von *Parthenocissus quinquefolia* hatten wir vorhin gesehen, wie plötzlich an Stelle von Blütenständen Ranken auftreten. Bei normaler Ausbildung finden wir auch sonst in der Gattung *Parthenocissus* keinerlei Übergangsformen von Blütenständen zu Ranken, und ebenso fehlen solche bei *Cissus*. Die wenigen bisher beobachteten Ausnahmen können erst später genannt werden.

Alle fünf Stufen des Übergangs finden wir dagegen bei *Vitis* vereinigt, von der wir *Vitis labrusca* jetzt näher betrachten wollen. Blütenstände finden sich, ähnlich wie bei *V. vinifera*, bei ihr immer nur an den unteren

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Knoten der Lotten. Aber während bei *V. vinifera*, die einen sehr regelmäßigen Wechsel von ein- und zweigliedrigen Sympodialsprossen zeigt, in der Regel nur zwei Blütenstände voll ausgebildet sind und höher hinauf meist nur Ranken, seltener Zwischenformen auftreten, hat *V. labrusca* häufig 4—5 und noch mehr Knoten hintereinander, die sämtlich Blütenstände tragen. Von diesen sind meist der unterste oder die beiden untersten rein und unverändert. In selteneren Fällen kann man auch schon bei ihnen eine Reizempfindlichkeit und eine Neigung zum Schlingen beobachten. Die nächsten Knoten zeigen dann stärker veränderte Formen. Wir finden da zuerst Blütenstände, an denen der Seitenast, der aus der Achsel des Schuppenblättchens oben am Pedunkulus entspringt, nur noch halb so viel Blüten trägt wie der Hauptast, dem er sonst bei reinen Blütenständen an Größe und Blütenreichtum völlig gleichkommt. Mit der Abnahme der Blütenzahl pflegt die Achse sich stärker zu strecken und für Berührungsreize bedeutend empfindlicher zu werden. Auf dieser Stufe kann sie schon Krümmungen bis zu 360° ausführen. Am nächsten Knoten haben wir dann schon öfter den Fall, daß der Seitenast des Blütenstandes keinerlei Blüten mehr trägt und vollkommen Rankennatur angenommen hat. Auf der folgenden Stufe der Entwicklung wird nun auch die Achse der terminalen Hälfte des Blütenstandes länger und reizempfindlicher, die Zahl der Blüten nimmt stark ab und schließlich folgt als letzte Stufe der Umbildung die reine Ranke, deren Herkunft man nun nicht mehr ohne weiteres erkennen kann. Nur in wenigen glücklichen Fällen wie hier gelingt es, die gesamte Stufenfolge der Umwandlung an einem einzigen Zweig vereinigt zu finden. Meist ist sie auf mehrere Zweige verteilt, aber ihre Beweiskraft kann dadurch kaum vermindert werden.

Bei *Rhoicissus* ist der Umbildungsvorgang im großen und ganzen dem von *Vitis* ähnlich. Besonders interessant sind die ersten Stufen bei *Rh. cirrhiflora* (L. f.) Gilg et Brandt. Während nämlich am Grunde der Wasserschosse die zweiteiligen Blütenstände einen durchaus normalen, kurzen Pedunkulus und kurze Blütenstandsachsen erster Ordnung besitzen, sind diese an den nächsten Knoten oft schon zu langen, schlanken, drehrunden Internodien herangewachsen, die meist schon die für Ranken so bezeichnende Krümmung aufweisen. Daß sie auch stark berührungsempfindlich sind, sieht man gleich daran, daß sie sich sehr häufig um andere Gegenstände geschlungen haben. An den Spitzen ihrer beiden Arme pflegen sie aber noch so zahlreiche und so wohlausgebildete Blüten zu tragen, daß man von einer Beeinträchtigung der Fortpflanzung durch die Erwerbung des Schlingvermögens kaum sprechen kann. An den folgenden Knoten jedoch tritt nun eine allmähliche Verminderung der Blütenzahl ein, die Tätigkeit des Schlingens überwiegt immer mehr, und schließlich finden wir oben an den jüngsten Teilen des Zweiges Ranken ohne jede Spur von

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Blütenanlagen. Ganz ähnlich scheint sich *Cissus Baudiniana* Hort. Paris. zu verhalten, eine der wenigen Cissusarten, an denen Übergangsformen aufgefunden worden sind. — Auffallend bei dem Verhalten von *Rhoicissus* ist es, daß die bei *Vitis* öfter vorkommende und, wie wir noch sehen werden, bei den afrikanischen Arten von *Ampelocissus* weit verbreitete mittlere Zwischenstufe häufig fehlt, während sie in anderen Fällen auch in dieser Gattung zu finden ist.

Bei *Ampelocissus* jedoch überwiegt die Teilung des Blütenstandes in einen Blüten- und in einen Rankenast. Aber auch hier stoßen wir auf eine Anzahl bemerkenswerter Ausnahmen, auf Arten, bei denen sich keinerlei Zwischenformen nachweisen lassen. Es sind das folgende afrikanische Arten: *Ampelocissus dissecta* (Bak.) Planch., *A. Schimperiana* (Hochst.) Planch., *A. quercifolia* (Rolfe) Gilg et Brandt, *A. aesculifolia* Gilg et Brandt, *A. edulis* (De Wild.) Gilg et Brandt, und außerdem nur noch die eigenartige, im indisch-malaiischen Gebiet heimische *A. spicigera* (Griffith) Planch., die nach Planchon eine Sektion für sich bildet. Der Blütenstand besteht bei ihr aus zwei gleichstarken, rutenförmigen, bisweilen verzweigten Achsen, an denen kleine Blütenknäuel in ährenförmiger Anordnung sitzen. Der eine Arm stellt den Endsproß, der andere, aus der Achsel eines Schuppenblättchens entspringende den Seitensproß des Blütenstandes dar. Bei dieser Art finden sich auch reine Ranken, während Zwischenformen nicht festgestellt werden konnten. Bei den genannten afrikanischen Arten besteht der Blütenstand aus zwei Cymen, die stets gleichstark entwickelt zu sein pflegen.



Fig. 7. *Ampelocissus Grantii* (Bak.) Planch. Übergangsformen von Blütenständen zu Ranken. (Schematisch.)

Nun gibt es aber noch eine Anzahl ebenfalls zu den *Cymosae* gehörender afrikanischer Ampelocissusarten, die einerseits reine Blütenstände, andererseits auch Übergangsformen zu Ranken und gewöhnlich auch noch reine Ranken nebeneinander aufweisen. Als solche sind zu nennen *Ampelocissus Grantii* (Bak.) Planch. (Fig. 7), *A. cinnamochroa* Planch., *A. mossambicensis* (Klotzsch) Planch. und *A. Poggei* Gilg et Brandt; die amerikanische *A. acapulcensis* (H.B.K.) Planch. scheint sich ebenso zu verhalten. Bei allen diesen Arten bildet sich allmählich der Seitenzweig des Blütenstandes zurück und nimmt Rankenbeschaffenheit an. Erst nehmen die Blüten an Zahl ab und die Achse streckt sich; schließlich werden gar keine Blüten mehr an ihr ausgebildet und es entsteht ein einfacher oder auch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verzweigter Rankenast. Bisweilen jedoch findet man auch wieder an der Spitze der Rankenäste zweiten oder dritten Grades eine Anzahl von Blüten, während die Achsen selbst normal reizempfindlich sind und die gewöhnliche hakenförmige Krümmung aufweisen. Hieran kann man deutlich erkennen, daß nur die Blütenstandsachsen an der Bildung der Ranken beteiligt sind, nicht aber die Blüten, die spurlos unterdrückt werden.

Bei anderen Arten der *Cymosae* treten dann überhaupt keine reinen Blütenstände mehr auf; immer ist dann der Seitenast in eine Ranke umgebildet. Auch hier findet man bisweilen an den Rankenspitzen einzelne Blüten, was als Rückschlagbildung anzusehen ist. Niemals dagegen habe ich Spuren von Blüten an den Ranken der Gruppe der *Paniculatae* feststellen können, die sich durch ihre durchgehende Blütenstandsachse und den infolgedessen eigenartig kegelförmigen oder, in trockenem Zustande, dreieckigen Blütenstand auszeichnen. Unter den *Paniculatae* gibt es außerdem keine einzige Art, die reine Blütenstände besitzt, oder die vollkommen rankenlos ist.

Anhangsweise sei hier noch erwähnt, daß nur bei *Ampelocissus cavicaulis* (Bak.) Planch. und der sehr nahe verwandten *A. multiloba* Gilg et Brandt an jedem Knoten Blütenstände vorzukommen scheinen; sie besitzen danach nur eingliedrige Sympodialsprosse. Bei allen anderen Arten von *Ampelocissus* fehlt der Blütenstand an jedem dritten Knoten, so daß wir hier den üblichen Wechsel von ein- und zweigliedrigen Fortsetzungssprossen haben. In diesen Fällen erfolgt die Verzweigung fast ausschließlich aus den rankenlosen Knoten. Leider konnten wegen Lücken im Material diese Verhältnisse nicht überall mit vollster Sicherheit festgestellt werden.

Übergangsformen von Blütenständen zu Ranken finden wir ferner bei der im indisch-malaiischen Gebiet mit mehreren Arten vorkommenden Gattung *Pterisanthes*. Bei ihr ist, genau wie bei den bisher besprochenen Gattungen, der Seitenzweig des Blütenstandes in eine einfache oder auch ± verzweigte Ranke umgewandelt, während der Hauptarm allein Blüten trägt. Reine, rankenlose Blütenstände sind bisher an *Pterisanthes* nicht beobachtet worden. Der Blütenarm ist übrigens in ein eigenartig flächiges, blattartiges Gebilde umgestaltet, das teils am Rande, teils auf der Fläche zahlreiche Blüten trägt. Reine Ranken, also solche, wo auch der Endsproß rankenartig ausgebildet ist, habe ich nicht gesehen; Planchon gibt aber an, daß auch reine Ranken vorkommen.

Eine weitere Gattung, für welche Übergangsformen von Blütenständen zu Ranken bezeichnend sind, ist *Clematicissus*, die nur aus einer einzigen Art besteht und auf Australien beschränkt ist In der Ausbildung des Rankenarms steht sie im Gegensatz zu allen bisher genannten Gattungen. Bei ihr ist der Teil des Blütenstandes, den wir immer als den Endsproß bezeichnet haben, als Ranke entwickelt (Fig. 7); der Blütenast stellt den Achselsproß des Schuppenblättchens dar, das am oberen Ende des Pedun-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kulus sitzt. Der Rankenteil, der hier übrigens stets einfach zu sein scheint, entspricht also genau dem Blütenteil, wie wir ihn bei *Vitis, Ampelocissus* und *Pterisanthes* kennen gelernt haben, und der Rankenteil dieser Gattungen entspricht dem Blütenteil von *Clematicissus*. Die in den Diagnosen übliche Bezeichnung: »inflorescentia cirrho insidens« trifft also eigentlich nur für *Clematicissus* zu, zumal auch hier rein äußerlich Pedunkulus und Rankenarm ohne Knick ineinander übergehen und der Blütenteil ihnen wirklich seitlich ansitzt. Bei den anderen Gattungen, die Blütenstände mit seitlichen Ranken besitzen, mußte es umgekehrt heißen: »cirrhus inflorescentiae insidens«, denn hier entspringt die Ranke meist rechtwinklig aus der einheitlichen Achse, die aus dem Pedunkulus und dem unteren Achsenteil des Blütenarmes gebildet ist. — Reine Blütenstände sind mir bei *Clematicissus* nicht zu Gesicht gekommen. Auch reine Ranken habe ich nicht feststellen können, obwohl es überall bei den jüngeren Entwicklungsstufen der Ranken den Anschein hat, als ob sie blütenlos wären. In Wirklichkeit steht es damit genau so wie vielfach mit den Blütenstandsranken von *Ampelocissus*: der Rankenarm entwickelt sich anfänglich erheblich rascher als der Blütenarm, was ja auch der biologischen Bedeutung der beiden vollkommen entspricht. Erst wenn der Rankenarm ziemlich erwachsen ist, bilden sich auch die Blüten rascher aus.

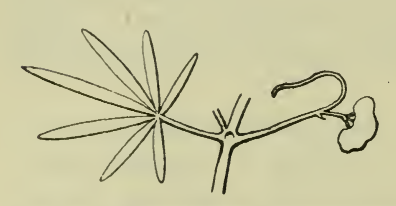


Fig. 8. *Clematocissus angustissima* Planch. Der Endsproß des Blütenstandes ist als Ranke ausgebildet. (Schematisch.)

Auch bei *Ampelopsis* können wir zahlreiche Übergangsformen von Blütenständen zu Ranken feststellen. Die einzige Art, die keinerlei Ranken oder Übergangsformen besitzt, ist *A. aegirophylla* (Bunge) Planch. Bei den anderen Arten kommen häufig reine Blütenstände und Übergangsgebilde nebeneinander vor, und zwar scheinen manche Zweige nur Blütenstände, andere nur Übergangsformen zu tragen. In ihrer Ausbildung ähneln diese letzteren häufig den Verhältnissen, die wir bei *Rhoicissus* angetroffen haben, insofern nämlich, als auch bei *Ampelopsis* die mittlere Zwischenstufe (halb Ranke, halb Blütenstand) meistens fehlt. Der Übergang vollzieht sich hier so, daß die Achsen sich strecken und berührungsempfindlich werden, während anfangs an ihren Spitzen noch normale Blüten auftreten, die auch reife Früchte zu liefern imstande sind. Die Blüten werden dann immer stärker reduziert, bis sie sich schließlich nur als Anhäufung von Schuppenblättchen an den Spitzen der mehr oder minder stark verzweigten Ranken bemerkbar machen und zuletzt auch ganz verschwinden können. Allerdings sind solche reine Ranken bei dieser Gattung nicht gerade häufig anzutreffen.

Damit hätten wir die Fälle erschöpft, wo regelmäßig Übergangs-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

formen von Blütenständen zu Ranken vorkommen und für die Gattungen bezeichnend sind. Normalerweise fehlen sie bei *Cissus*, *Parthenocissus* und *Tetrastigma*. Von *Landukia* habe ich leider keine Zweige untersuchen können; nach PLANCHONS Angaben scheinen aber auch hier Zwischenformen zu fehlen. Ausnahmsweise jedoch kommen auch bei einigen Arten der zuletzt genannten Gattungen Übergänge vor. Solche habe ich z. B. beobachten können bei *Cissus Baudiniana*, und zwar nur bei kultivierten Exemplaren, nicht bei den in der Heimat der Pflanze (Australien) gesammelten Zweigen. Seltsamerweise verhält sie sich dabei wie *Clematicissus*, indem nämlich meistens der Hauptarm des Blütenstandes in eine Ranke umgewandelt wird, während der Seitenarm noch Blüten trägt. Ferner findet man bisweilen bei der gleichfalls australischen *Cissus opaca* (F. Muell. Planch. verschiedene Zwischenformen, nämlich außer rankenden aber sonst normal ausgebildeten Blütenständen andere, deren einer Arm zur Ranke geworden ist. Auch *Cissus gracilis* Guill. et Perrott. scheint in einzelnen Gegenden eine Neigung zur Ausbildung von Übergangsformen zu besitzen. Während sich unter dem sehr reichlichen, aus dem gesamten tropischen Afrika stammenden Material keine einzige Übergangsbildung gezeigt hat, finden sich solche in größerer Anzahl unter den in Abyssinien gesammelten SCHIMPERschen Pflanzen. Unter den amerikanischen Cissusarten finden sich Zwischenformen bisweilen bei *C. striata* R. et Pav., bei *C. Tweediana* (Bak.) Planch. und bei *C. gongylodes* Burch. Sonst habe ich nur noch bei *Parthenocissus quinquefolia* einmal einen Übergang vom Blütenstand zur Ranke feststellen können.

Im übrigen zeigen diese Gattungen, soweit überhaupt Ranken bei ihnen vorkommen, eine streng durchgeführte Arbeitsteilung zwischen Blütenständen und Ranken, oder besser gesagt, bei ihnen ist ein Teil der Blütenstände unverändert erhalten geblieben, während sich der andere Teil der Blütenstandsanlagen — und das ist häufig der bei weitem größere — in reine Ranken umgebildet hat.

Auf welchem Wege nun hier die Umwandlung erfolgt ist, ob die Blütenstände auf einmal und vollkommen sich verändert haben, oder ob einst überall Zwischenformen vorhanden waren, ist nicht sicher. Das Vorhandensein einzelner Übergänge bei *Cissus* scheint zwar für die letztere Annahme zu sprechen. Aber die hier beobachteten Zwischenformen sind nicht einheitlich, und so ist es sehr wohl möglich, daß selbst innerhalb einer einzigen Gattung die Umwandlung auf verschiedenen Wegen vor sich gegangen ist. Andererseits zeigen Beobachtungen an jungen Pflanzen, wo z. B. Ranken lange vor den Blütenständen auftreten, daß es auch möglich ist, daß sich Blütenstände ohne Zwischenglieder gleich als Ganzes in Ranken umbilden. Danach müßte man die in sonst übergangslosen Gattungen aufgefundenen Zwischenformen als zufällige und sekundäre Gebilde ansehen, was mir die größere Wahrscheinlichkeit für sich zu haben scheint.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

γ) Reine Ranken.

Nachdem wir die Übergangsformen von Blütenständen zu Ranken besprochen haben, wenden wir uns nun den Ranken selber zu. Wir haben hier, was auch schon aus dem vorigen Abschnitt hervorgeht, zu unterscheiden zwischen reinen Ranken und den Ranken, die sich an Blütenständen finden. An den letzteren kommen aber keinerlei Erscheinungen vor, die man nicht auch an den reinen Ranken beobachten kann. Sie brauchen deshalb nicht besonders besprochen zu werden, und es sei auf die gleich folgende Behandlung der reinen Ranken verwiesen. Ein grundlegender Unterschied muß jedoch sofort hervorgehoben werden: eine Blütenstandsranke entspricht niemals einer ganzen reinen Ranke, denn ihr unterstes Internodium ist niemals aus dem Pedunkulus hervorgegangen, sondern immer nur aus dem ersten Internodium eines Teilblütenstandes. Bei den reinen Ranken entspricht dagegen, wie wir noch sehen werden, das unterste Internodium dem Pedunkulus.

Die Ranken wollen wir einteilen in einfache, gablige und stärker verzweigte. Dies geschieht aber bloß aus praktischen Gründen. Es soll damit nicht etwa ein tiefergreifender Unterschied aufgestellt werden, denn sehr häufig finden wir einfache und gablige, oder gablige und stark verzweigte Ranken, bisweilen auch alle drei Ausbildungen nebeneinander auf derselben Pflanze oder auf demselben Zweig. Es ist jedoch zuzugeben, daß bei manchen Arten eine bestimmte Ausbildungsweise der Ranken vorherrscht. Aber auch hier kommen so zahlreiche Ausnahmen vor, daß die Verzweigung der Ranken nur ein sehr schlechtes Unterscheidungsmerkmal abgibt.

Unter den einfachen Ranken trifft man nur selten solche an, denen ein Schuppenblättchen völlig fehlt. Wir haben schon bei den Blütenständen und den Blütenstandsranken häufig dies Schuppenblättchen erwähnt, das uns dort anzeigt, wo der Pedunkulus endet und der eigentliche Blütenstand beginnt. Ähnlich liegen die Verhältnisse auch hier. Wo wir es überhaupt feststellen können, da steht es ein Stück vom oberen Ende der Ranke entfernt und sagt uns, bis wohin das dem Pedunkulus des Blütenstandes entsprechende Internodium, das erste Rankeninternodium, reicht. Fehlt das Blättchen völlig, so müssen wir annehmen, daß nur das dem Pedunkulus homologe Internodium ausgebildet und jegliche Spur des eigentlichen Blütenstandes verloren gegangen ist. Den über dem Schüppchen befindlichen Rankenteil müssen wir demnach als den einen und zwar den terminalen Teil des Blütenstandes deuten, der z. B. bei *Vitis* und *Ampelocissus* gewöhnlich noch unverändert bleibt, während der Seitenarm schon zur Ranke geworden ist. Näher liegt sogar der Vergleich mit *Clematicissus*, wo gerade der Endsproß ebenfalls als Ranke ausgebildet ist.

In der Achsel dieses Blättchens, das stets zu dem nächst tieferen Laub-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

blatt alternierend steht und so auf die von dem Fortsetzungssproß abgewandte Seite, also nach außen, fällt, kann nun ein seitlicher Rankenarm auftreten. Solange er schwach und klein bleibt, erscheint er auch wirklich als eine Seitenachse der Hauptranke. Aber meistens wächst er zu der gleichen Stärke aus, die der über dem Schüppchen befindliche Hauptarm der Ranke besitzt, und in diesem Falle pflegt er den Hauptarm allmählich zur Seite zu drängen. Schließlich stellt er sich in die genaue Fortsetzung des unteren, dem Pedunkulus entsprechenden Rankenteiles. So haben wir hier, genau wie bei den Laubzweigen, ein Sympodium vor uns, während scheinbar eine Ranke seitlich an der Hauptranke einem Blättchen gegenüber sitzt.

Diese »gegabelten« Ranken sind vorherrschend z. B. bei *Vitis vinifera*, wovon die bei den Winzern übliche Bezeichnung »Gabeln« für Ranken herrührt. Auch bei *Cissus* und *Rhoicissus* finden wir häufig diese Art von Ranken. An eine echte Dichotomie ist dabei natürlich nicht zu denken, wo diese sonst bei den Phanerogamen nirgends vorkommt und selbst für die Gefäßkryptogamen recht zweifelhaft ist.

In vielen Fällen, und solches kommt auch nicht selten bei *Vitis vinifera* vor, sind die Ranken noch weiter verzweigt. Dann trägt der jüngere, eigentlich seitliche Rankenarm ein vom ersten um 180° abweichendes, also zu ihm wechselständiges Schuppenblättchen, aus dessen Achsel wieder ein Rankenarm entspringt, der, wenn er kräftig genug wird, genau wie sein Vorgänger den sympodialen Aufbau der Ranke fortführt, und hinter einem Schuppenblatt wieder einen neuen Rankenarm bilden kann usw. Nicht in allen Fällen stellt sich jedoch der jeweilige Achselsproß genau in die Richtung der unteren Hälfte seines Muttersprosses ein; bisweilen ist er nicht imstande, den Muttersproß nach außen zu knicken, und dann steht er in einem spitzen Winkel von ihm ab. Dieser Vorgang kann sich öfter wiederholen und schließlich zu solchen Rankenformen führen, wie Velenovsky[1]) eine von *Parthenocissus tricuspidata* S. Z. abgebildet hat: die unteren Glieder einer etwa 9-gliedrigen Ranke sind noch echt sympodial gebaut mit einheitlich ausgebildeter, gerader Achse. Nach einigen Internodien geht jedoch dieser Bau in eine Art von Fächel über, indem jeder Tochtersproß unter einem spitzen Winkel aus dem Muttersproß entspringt, der in sich gerade bleibt. Dadurch entsteht eine im Zickzack verlaufende Hauptachse, die man aber im weiteren Sinne immer noch als sympodial bezeichnen kann.

Hervorzuheben ist noch, daß selbst die stark verzweigten Ranken durchaus noch nach dem Schema gebaut sind, das dem Aufbau der ganzen Pflanze zugrunde liegt: zweizeilig-alternierende Blattstellung und entsprechend auch zweizeilig-alternierende Stellung der Rankenarme. Abgesehen von

1) Morphologie II (1907) p. 618.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

den Blättern, die hier in der Regel nur schuppenförmig sind, unterscheiden sich die zusammengesetzten Ranken von den Laubzweigen im wesentlichen nur dadurch, daß sie an jedem Knoten einen Rankenarm besitzen, während an den Laubzweigen gewöhnlich an jedem dritten Knoten die Ranke fehlt. — Wie die Laubsprosse, so sind auch die zusammengesetzten Ranken durch einen Schnitt in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften zerlegbar, und zwar fällt, da die Blattgebilde der Ranke die Blattstellung des Laubsprosses unverändert fortführen, auch die Mittelebene der Ranke mit der des Laubsprosses zusammen.

Was nun die Beschaffenheit der Rankenarme selber betrifft, so müssen wir uns kurz fassen. Wir können bei den Vitaceen einen Unterschied machen zwischen Schlingranken und Haftranken. Die ersten sind durchaus in der Mehrzahl. Sie sind anfangs schwach nach außen gekrümmt, wobei die Krümmung gegen die Spitze hin zunimmt, so daß manchmal ein kleiner Haken gebildet wird. Auf die Bewegungsvorgänge der Rankenarme und ihre Einrichtung zur Aufnahme von Berührungsreizen kann hier nicht eingegangen werden. Fraglich ist es übrigens und bedarf noch der Aufklärung, ob auch bei den vorhin genannten schlingenden Blütenständen (Stufe 2 des Schemas) suchende Bewegungen auftreten, oder ob hier das Ergreifen eines festen Gegenstandes ganz dem Zufall überlassen bleibt Daß auch hier schon Tastzellen ausgebildet sind, erscheint von vornherein nicht zweifelhaft, müßte aber ebenfalls an lebendem Material noch genauer festgestellt werden.

Die Ranken, die einen festen Gegenstand erfaßt haben, schlingen sich mehr oder minder häufig um ihn herum. Bei krautigen Ranken, wie sie an den tropischen Vitaceen häufig vorkommen, tritt nicht selten nach einer Berührung, aber manchmal auch dann, wenn keinerlei Gegenstand erfaßt worden ist, eine spiralige Drehung und Gegendrehung auf, wie sie sonst besonders schön bei Cucurbitaceen und Passifloraceen zu beobachten ist. Die festeren Ranken pflegen gerade zu bleiben und ziehen weder den ergriffenen Gegenstand an ihren Mutterzweig heran noch umgekehrt. Sie verholzen dann gewöhnlich sehr rasch.

Bei einer Anzahl von Arten und Spielarten, die teils zu *Parthenocissus*, teils auch zu *Landukia* und *Tetrastigma* gehören, treten bekanntlich an den Spitzen der Rankenarme bei Berührung mit festen Gegenständen Haftscheiben auf. Häufig bilden sie sich in überraschend kurzer Zeit nach der Berührung aus. Die mit Haftscheiben kletternden Arten sind befähigt, an glatten Stämmen und Wänden emporzuwachsen, die den Schlingranken keinerlei Halt gewähren würden. Die Schilderung der Haftorgane gehört ebensowenig hierher wie die der Tastorgane. Nur das soll noch erwähnt werden, daß auch hier Übergänge von der einen zur anderen Art des Kletterns vorkommen, und daß Ranken, die Haftscheiben

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

erzeugen, doch gewöhnlich noch imstande sind, sich durch Umschlingen an festen Körpern anzuklammern.

Die Beschaffenheit der Schuppenblättchen, die überall an zusammengesetzten und fast immer auch an einfachen Ranken zu finden sind, haben wir bisher mit Absicht nicht besprochen. Das muß nun nachgeholt werden, da man an ihnen interessante Übergangs- und Rückschlagsformen feststellen kann. Meist ist das Schüppchen einheitlich und einspitzig, aber auch die Fälle sind nicht selten, wo es zwei deutlich voneinander getrennte Spitzchen besitzt. Manchmal sieht man auch an Stelle des einen Blättchens zwei dicht nebeneinander auf einer Seite der Ranke stehen, und zwar so, daß die Mittelebene der Ranke die beiden trennt. Da liegt die Deutung nahe, daß es sich um die beiden Nebenblätter eines unterdrückten Laubblattes handelt. So ist es tatsächlich, und das einspitzige Schuppenblättchen ist aus den beiden Nebenblättern über das zweispitzige hinweg durch Verschmelzung entstanden. Wir finden nämlich bei manchen Vitaceen, so hauptsächlich bei *Vitis vinifera*, aber auch bei *Parthenocissus quinquefolia* (Fig. 9 links) und *Cissus populnea* Guill. et Perrott. (Fig. 9 rechts), daß, wenn sie in schattigen Lagen wachsen, sich an den Ranken an Stelle der Schuppenblätter richtige kleine Laubblätter ausgebildet haben mit zwei Nebenblättern, die sich in ihrer Beschaffenheit nicht von den normalen Schuppenblättchen unterscheiden. Es handelt sich da um eine Rückschlagsbildung, die mit dem Lichtmangel zusammenhängen mag. Derartige Erscheinungen, die ich selber mehrfach im Freien beobachten konnte, und die sich auch in großer Zahl in dem handschriftlichen Nachlaß von Al. Braun aufgezeichnet finden, können nun aber noch sehr viel weiter gehen. Nicht gerade selten kommt es vor, daß bei zusammengesetzten Ranken an mehreren aufeinander folgenden Knoten Laubblätter ausgebildet sind. Vielfach sind diese Sprosse noch deutlich als Ranken zu erkennen, aber in anderen Fällen sind sie kaum von Laubsprossen zu unterscheiden. Von *Vitis vinifera* sind sie unter dem Namen »Räuber«, französisch »usurpateur« bekannt. Wo sich

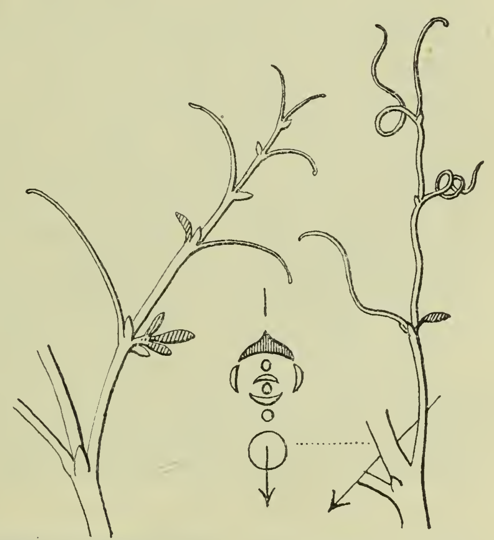


Fig. 9. Ausbildung von Laubblättchen an Ranken bei *Parthenocissus quinquefolia* Planch. (links) und *Cissus populnea* Guill. et Perrott. (rechts). (Schematisch.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

solch ein Räuber einstellt, scheint der Zweig in zwei meist gleich starke Hälften gegabelt zu sein. Al. Braun hat nun die erste einleuchtende Erklärung für die Entstehung der Räuber gegeben: sie seien umgewandelte, zu Laubsprossen zurückschlagende Ranken. Aber indem er alle Räuber für Ranken erklärte, ist er entschieden doch etwas zu weit gegangen. Es ist inzwischen, besonders bei *Cissus*- und *Parthenocissus*-Arten, ähnliches als normale Erscheinung beobachtet worden. Diese Fälle haben gelehrt, daß es sich bei dem Räuber nur dann um eine zurückschlagende Ranke handeln kann, wenn folgende zwei Bedingungen erfüllt sind: erstens muß er wirklich eine solche Stelle im Verzweigungssystem einnehmen, wo normalerweise eine Ranke stehen kann, und zweitens muß seine Mittelebene mit der des noch ungeteilten Zweiges und mit der Mittelebene der anderen Hälfte der Zweiggabel übereinstimmen. Wir haben ja vorhin festgestellt, daß die Mittelebene einer Ranke immer mit der des Laubzweiges auch über ihrer Ansatzstelle zusammenfällt. Ist dies nun nicht der Fall, steht die Mittelebene des scheinbaren Hauptzweiges rechtwinklig zum ungeteilten Zweigstück und zum Räuber, und steht ferner der Räuber an einem normalerweise rankenlosen Knoten, so kann es sich nicht mehr um eine umgewandelte Ranke handeln. Dann ist vielmehr der Räuber der wirkliche Hauptsproß, und der vermeintliche Hauptsproß ist der Achselsproß des am rankenlosen Knoten sitzenden Blattes. Er ist also eine Geize, die sich ganz besonders früh und üppig entwickelt hat, und wir haben es mit einem Rückschlag in jenen Zustand zu tun, wo die Primärknospen sich noch früher und kräftiger entwickeln als die Sekundärknospen, ein Zustand, der noch jetzt bei vielen Arten der Gattung *Cissus* besteht.

Damit haben wir alle wesentlichen Punkte des morphologischen Aufbaus der Vitaceen besprochen, soweit die unmittelbaren Tatsachen in Frage kommen. Im nächsten Hauptabschnitt sollen nun die Folgerungen gezogen werden, die sich aus diesen Beobachtungen ergeben.

III. Phylogenetischer Teil.

In dem vorliegenden Abschnitt gilt es nun zunächst, die phylogenetische Aufeinanderfolge der verschiedenen Stufen des Sproßaufbaus festzustellen und zu besprechen, welche Ausbildungsweisen für die Stammesgeschichte von Wichtigkeit sind und welche nicht. Darauf ist die Verbreitung der einzelnen Stufen auf die Gattungen und Untergattungen der Vitaceen zu untersuchen. Hiernach soll uns die Frage beschäftigen nach den Kräften, die es bewirkt haben, daß die Sproßentwicklung der Vitaceen gerade so und nicht anders verlaufen ist. Zum Schluß ist dann noch die geographische Verbreitung der Sproßformen festzustellen und der Versuch zu machen, auch die Ursachen hierfür aufzudecken.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1. Alter und Aufeinanderfolge der Sproßformen.

Die Mannigfaltigkeit des Sproßaufbaues ist, wie der ganze vorige Hauptabschnitt gezeigt hat, nicht gering. Zunächst müssen wir nun eine Gruppierung der einzelnen Ausbildungsstufen vornehmen und womöglich ihr Alter und ihre gegenseitigen Abhängigkeitsverhältnisse festlegen.

Einen ersten Hinweis gibt uns die früher festgestellte Tatsache, daß eine ziemlich beträchtliche Anzahl von Arten — die übrigens sämtlich zur Gattung *Cissus* gehören — monopodial gebaut sind und diesen Bau auch zeitlebens beibehalten, während die große Mehrzahl streng sympodial ist oder doch Übergangsformen vom Monopodium zum Sympodium aufweist. Als Beispiele für den rein monopodialen Bau nenne ich hier die fleischigen, südwestafrikanischen *Cissus*-Bäume, ferner *Cissus juncea* Webb, *C. jatrophoides* (Welw.) Planch., *C. hypargyrea* Gilg. Von Arten, die den Übergang darstellen vom monopodialen Bau zum sympodialen, den wir Schritt für Schritt beobachtet haben, sei an *C. alnifolia* Schwfth. erinnert. Wenn nun nicht schon in zahllosen anderen Fällen nachgewiesen wäre, daß das Monopodium den älteren Typus des Sproßaufbaues darstellte und das Sympodium als ein von ihm abgeleiteter, jüngerer Typus angesehen werden muß, so würden die früher geschilderten Übergänge zu diesem Nachweis völlig genügen. Wir dürfen demnach ohne weitere Bedenken auch bei den Vitaceen das Monopodium als die ältere Form des Sproßaufbaues ansehen, aus der sich später die sympodialen Typen herausgebildet haben. Über das Alter der einzelnen Arten und Verwandtschaftsgruppen soll damit aber noch nichts gesagt sein. Es soll später noch gezeigt werden, daß der Sproßaufbau in vielen Fällen von der Verwandtschaft unabhängig zu sein scheint. — Für das höhere Alter des monopodialen Typus spricht ferner noch, daß bei den monopodialen Vitaceenarten niemals irgendeine Spur von Rankenbildung aufgefunden worden ist. Ranken sind ja überhaupt im »Bauplan« der Pflanze ursprünglich nicht vorhanden gewesen. Überall, wo sie vorkommen, sind sie erst ziemlich spät unter gewissen biologischen Verhältnissen und aus besonderen Bedürfnissen heraus durch Umbildung anderer Organe der Pflanze entstanden. Sie können hervorgegangen sein aus ganzen Blättern, aus einzelnen Fiederblättchen, aus Nebenblättern oder aus Laubsprossen und in selteneren Fällen auch aus Blütenständen. Sie sind also untereinander nur analog, nur Organe gleicher Tätigkeit, nicht homolog, Organe gleicher Herkunft. Bei den Vitaceen sind sie, wie wir gesehen haben, hervorgegangen aus zur Seite gedrängten Blütenständen und mit ihnen noch durch zahllose Übergangsformen verbunden. Wo aber solche Blütenstände fehlen, da ist auch die Möglichkeit der Entstehung von Ranken nicht vorhanden, und so können wir auch nach dieser Betrachtungsweise die Formen mit bleibendem, terminalem Blütenstand, d. h. die monopodial gebauten, für den älteren Typus er-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

klären. Es stehen sich also als Haupttypen gegenüber das Monopodium und das Sympodium, wobei wir die Übergangsformen naturgemäß der letzten Gruppe zurechnen, da ihr Endzustand ja immer ein Sympodium darstellt.

Das Vorkommen von Ranken gibt uns nun auch die Möglichkeit, die sympodial gebauten Formen wieder in zwei Stufen zu zerlegen. Voraussetzung zur Ausbildung von Ranken ist, wie wir sagten, die seitliche Stellung der Blütenstände. Das bedeutet aber nicht etwa, daß überall, wo die Blütenstände seitlich stehen, Ranken auftreten müßten. So haben wir in der Tat recht zahlreiche Arten, die zwar sympodialen Bau zeigen, aber doch vollkommen rankenlos sind und daher als der ältere Typus des Sympodiums angesehen werden müssen, zumal sie überall dort Blütenstände tragen, wo solche nach den früheren Feststellungen überhaupt vorkommen können. Hierher sind vor allem die Übergangsformen vom Monopodium zum Sympodium zu zählen, wie *Cissus alnifolia*, *C. campestris* (Bak.) Planch., *C. mollis* Steud., *C. sesquipedalis* Gilg und *C. violaceo-glandulosa* Gilg, ferner *C. hereroensis* Schinz und *C. Guerkeana* (Buettn.) Th. Dur. et Schinz. Weiter gehören hierher die wenigen, früher genannten völlig rankenlosen *Ampelocissus*-Arten aus Afrika, und die als einzige Art ihrer Gattung rankenlose *Ampelopsis aegirophylla* (Bunge) Planch., schließlich noch einige Arten von *Rhoicissus*, besonders *Rh. Schlechteri* Gilg et Brandt aus Südafrika. Zur letzten Abteilung, der am höchsten entwickelten, gehören dann alle rankentragenden, in allen Tropenländern in großer Zahl vorkommenden Arten von *Cissus*, ferner die Gattungen *Vitis*, *Parthenocissus*, *Pterisanthes*, *Tetrastigma*, die übrigen Arten von *Rhoicissus*, *Ampelocissus* und *Ampelopsis*, und zum Schluß noch die beiden monotypischen Gattungen *Clematicissus* und *Landukia*.

Aber auch bei den monopodialen Arten können wir noch zwei Stufen unterscheiden. Wir erinnern uns, daß schon bei der Besprechung der Keimpflanzen als bedeutungsvoll hervorgehoben worden ist, daß diese monopodial gebaut sind und spiralig angeordnete Blätter besitzen, während bei den späteren Entwicklungsstufen die Blätter immer zweizeilig-alternierend stehen. Als die einzigen Ausnahmen von dieser Regel haben wir zwei baumförmige südwestafrikanische Arten von *Cissus*, *C. Juttae* und *C. Crameriana*, genannt, die auch im erwachsenen Zustand noch spiralig angeordnete Blätter tragen.

Eine solche Übereinstimmung ist sehr auffallend und muß den Gedanken wachrufen, daß hier ein ursächlicher Zusammenhang besteht. Es ist auch sonst allgemein bekannt, daß gerade die Keimpflanzen altertümliche Merkmale, die sonst von der Art schon vollkommen überwunden sind, mit der äußersten Zähigkeit festhalten, so daß man unter Umständen von der Entwicklung der Einzelpflanze auf die phylogenetische Entwicklung der Art und Gattung Rückschlüsse machen kann. Es sei nur an gewisse

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Acacia-Arten erinnert, die im erwachsenen Zustand immer nur Phyllodien besitzen, während die Keimpflanzen durch die Ausbildung gefiederter Blätter beweisen, daß auch diese so stark umgebildeten Formen aus solchen mit gefiederten Blättern hervorgegangen sind. So wird es wohl auch nicht allzu kühn erscheinen, wenn wir auch in der Spiralstellung der Blätter bei den Vitaceen einen ursprünglicheren Zustand erblicken und danach die beiden Arten, die im erwachsenen Zustand noch spiralig angeordnete Blätter tragen, als den ältesten uns erhaltenen Vitaceentypus ansehen. Weiter gestützt wird diese Annahme noch durch das eigenartige Vorkommen von *Cissus Juttae* und *C. Crameriana* und ihrer nächsten Verwandten, die zwar schon zweizeilige Blattstellung besitzen, aber im Blüten- und Fruchtbau ihnen völlig gleichen und auch in ihrer Tracht auffallend ähnlich sind. Diese ganze Gruppe, die wir als die südwestafrikanischen *Cissus*-Bäume bezeichnen können, sind beschränkt auf die dürrsten, fast wüstenartigen Landstriche Deutsch-Südwestafrikas von der Höhe von Swakopmund an nach Norden hinauf bis in den südlicheren Teil von Benguella. Das stimmt gut überein mit dem Verbreitungsgebiet der eigenartigen *Tumboa Bainesii*, die zweifellos eine der ältesten noch lebenden Pflanzentypen darstellt. In ihrer ganzen Organisation ist diese so vollkommen an das Klima ihres Wohngebietes angepaßt, daß man allein schon daraus erkennen kann, daß dort seit langen Zeiträumen keine wesentlichen Klimaschwankungen stattgefunden haben. Das wird auch von der Geologie bestätigt, die nachweist, daß Südwestafrika ein altes Festlandsgebiet ist und — abgesehen von der feuchteren Pluvialzeit, die etwa unserer nordischen Eiszeit entspricht — seit geologisch langen Zeiten unverändert ein heißes, regenarmes Klima besessen hat. Auch die *Cissus*-Bäume zeigen in ihrer ganzen Ausbildung, besonders in den fleischigen, als mächtige Wasserspeicher entwickelten Stämmen, daß sie schon seit sehr langem unter gleichbleibenden klimatischen Verhältnissen gelebt haben.

Wir dürfen also wohl *Cissus Juttae* und *C. Crameriana* mit ihrer spiraligen Blattstellung als die altertümlichsten Typen der Vitaceen ansehen, wobei wir natürlich von all den besonderen Anpassungserscheinungen, hauptsächlich von der Ausbildung fleischiger Stämme, absehen müssen, die gerade diese Arten zeigen. Aber das Vorkommen von nahe verwandten und in gleicher Weise dem Klima angepaßten Arten mit zweizeilig-alternierender Blattstellung (*C. macropus* Welw., *C. Bainesii* (Hook. f.) Gilg et Brandt, *C. Currori* Hook. f., *C. Seitziana* Gilg et Brandt) beweist uns, daß die Ausbildung der zweizeiligen Blattstellung schon sehr früh erfolgt sein muß.

Danach sind wir nun in der Lage, die gesamten eigentlichen Vitaceen (die Vitoideen) nach ihrem Sproßaufbau in vier Gruppen zu verteilen, von denen jede der späteren sich auf die frühere aufbaut. Wir unterscheiden:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1. monopodial gebaute Pflanzen mit spiraliger Blattstellung,
2. monopodial gebaute Pflanzen mit zweizeilig-alternierender Blattstellung,
3. sympodial gebaute Pflanzen ohne Ranken (einschließlich der Übergangformen vom Monopodium zum Sympodium),
4. sympodial gebaute Pflanzen mit Ranken.

Damit haben wir aber auch schon festgelegt, welche Punkte für die Beurteilung der phylogenetischen Verhältnisse wichtig sind. Wir wollen aber noch kurz auf die anderen Bauverschiedenheiten eingehen und feststellen, warum diese hier nicht in Frage kommen.

Unwesentlich erscheint z. B., ob nur einfache Wurzeln entwickelt oder ob die Wurzeln etwa fleischig geworden und als Wasserspeicher ausgebildet sind, ferner, ob sich Wurzelstöcke, also unterirdische Stammorgane, oder endlich, ob sich besondere oberirdische Stämme ausgebildet haben. Denn es läßt sich leicht feststellen, daß unter sehr nahen Verwandten bei gleichem Sproßaufbau bald oberirdische, bald unterirdische Stämme vorkommen, und daß sympodiale, rankende Arten ebensogut unterirdische Wurzelstöcke haben können wie monopodial gebaute rankenlose.

Ferner ist es nicht von großer Bedeutung, ob bei sympodialen Arten die Zweige aus lauter eingliedrigen oder aus wechselnden ein- und zweigliedrigen Sympodialsprossen bestehen, denn beide können bei ziemlich nahen Verwandten nebeneinander auftreten; ja, man findet beides sogar auf derselben Pflanze vereinigt bei einer ganzen Zahl von Arten der Gattung *Cissus* subg. *Eucissus*. Keine der beiden Ausbildungsweisen kann als die höhere bezeichnet werden. Es handelt sich um zwei nebeneinander bestehende, gleichberechtigte, unabhängige Konstruktionsverschiedenheiten, während wir bei der Feststellung der vier Entwicklungsstufen des Sproßaufbaues besonders darauf Wert gelegt haben, daß eine jede Stufe die vorhergehende als notwendige Grundlage hat.

Auch das Vorhandensein von gegenständigen Blättern an gewissen Stellen des Verzweigungssystems kommt nicht sehr in Frage, da wir nachweisen konnten, daß in engeren Verwandtschaftskreisen manche Arten gegenständige Blätter besitzen, manche aber nicht. Es sei hier nur an die beiden schon früher genannten afrikanischen Arten von *Cissus* subg. *Cayratia*, *C. ibuensis* und *C. gracilis*, erinnert.

Weiter wäre noch die Ausbildungsweise der zwischen Blütenständen und Ranken vorkommenden Übergangsformen zu nennen. Aber auch hier geht es, wie schon früher einmal gesagt ist, nicht an, die eine oder andere Ausbildungsweise als die höhere darzustellen und sie von den anderen abzuleiten. Es wird immer zweifelhaft bleiben, ob die Ausbildung bei *Clematicissus* die höhere ist, wo sich der Hauptsproß des Blütenstands als Ranke, der Seitensproß als eigentlicher Blütenstand entwickelt hat, oder ob etwa der bei *Ampelocissus* besonders reich entwickelte umgekehrte Typ als der weiter fortgeschrittene angesehen werden muß. Beide sind wohl

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

als gleichwertige Bauverschiedenheiten ohne besondere phylogenetische Bedeutung aufzufassen.

Endlich ist noch auf das Vorkommen zweier verschiedener Zweiggenerationen, wie es die Lotten und Geizen sind, und auf die Ausbildung gleichartiger Knospen an allen Knoten eines Zweiges hinzuweisen. Die erste Erscheinung ist wahrscheinlich unter dem unmittelbaren Einfluß der Winterruhe auf die oberirdisch überwinternden holzartigen Vitaceen entstanden. Sie kommt nur bei einer ziemlich geringen Anzahl von Arten der höchsten Organisationsstufe vor, hat aber, obwohl sie einen eigenartigen Fortschritt darstellt, doch keine sehr weitreichende Bedeutung. Auch die zweite der genannten Erscheinungen zeigt zwar eine höhere Ausbildung gegenüber den Arten, wo die Primärknospen früher und stärker austreiben als die Sekundärknospen; aber auch diese Progression ist verhältnismäßig so gering, daß die Aufstellung einer weiteren Stufe des Sproßaufbaues dadurch nicht gerechtfertigt werden kann.

Gegen den vorhin aufgestellten Stammbaum des Sproßaufbaues sind nun allerhand Einwände möglich, die, ehe wir weiter gehen, erst geprüft werden müssen. Es wäre vor allem denkbar, daß es sich bei den rankenlosen Arten um Rückbildungserscheinungen handelt, also um Formen, die einst Ranken besessen, sie dann aber wieder verloren haben. Dagegen spricht sehr deutlich das Verhalten von *Cissus subaphylla* (Balf. f.) Planch., einer auf der Insel Sokotra endemischen Art, die sehr starke Rückbildungen zeigt. Ihre Blättchen sind winzig klein und hinfällig, und an deren Stelle wird die Assimilation von den flach-riemenförmigen Zweigen ausgeübt, die eine lebhaft grüne äußere Gewebeschicht besitzen und zeitlebens keine Borke zu bilden scheinen. Die ganze Pflanze ist ein kleiner starrer, aufrechter Halbstrauch oder Strauch, und man sollte nun erwarten, daß diese nicht kletternde, verwandtschaftlich ziemlich einzeln stehende Art keinerlei Kletterorgane mehr aufweise, selbst für den Fall, daß sie von rankentragenden Formen abstammt. Aber trotzdem sie offenbar seit schon sehr langer Zeit von ihren Kletterorganen keinen Gebrauch mehr gemacht haben kann, bildet sie doch immer von neuem wieder Ranken aus, die an bestimmten Stellen der Pflanze an Stelle von Blütenständen auftreten. Die Ranken sind zwar sehr hinfällig; daß sie aber immer noch auftreten, ist ein weiterer Beweis für die schon so häufig bewiesene Tatsache, daß die Pflanze sehr oft (allerdings nicht immer) einmal vorhandene Organe mit der äußersten Zähigkeit festhält, auch wenn diese für ihre Lebenstätigkeit zurzeit völlig bedeutungslos geworden sind. Wir dürfen danach erwarten, daß auch bei anderen Arten überall dort, wo einst Ranken vorhanden gewesen sind, noch irgendwelche Spuren aufzufinden sein müssen. Eingehende Untersuchungen an typisch rankenlosen Arten sind aber vollständig ergebnislos geblieben. Es hat sich nichts gezeigt, was als Rest einer Rankenbildung aufgefaßt werden könnte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Der nun nicht so ganz fern liegende Einwurf, die Ranken hätten sich vielleicht wieder in Blütenstände umgebildet, genau wie sie einst aus ihnen entstanden seien, führt, wenigstens für die monopodial gebauten Arten, sofort zu ganz widersinnigen Folgerungen. Man müßte nämlich annehmen, daß diese Arten, die häufig nur einen einzigen Blütenstand besitzen, eine Zeit durchgemacht hätten, wo dieser einzige Blütenstand zur Ranke umgebildet gewesen, eine Fortpflanzung also unmöglich gewesen sei. Auch bei den sympodialen rankenlosen Vitaceen würden sich aus der vorhin genannten Vermutung höchst sonderbare Schlüsse ergeben. Denn man wäre dann zu der Annahme gezwungen, daß solche Rückschlagsbildungen regelmäßig und immer an bestimmten Stellen auftreten, wodurch der Begriff des Rückschlags völlig aufgelöst würde; man versteht doch unter Rückschlag ein vereinzeltes, unregelmäßiges Auftreten einer einst vorhandenen, aber inzwischen durch Fortschritte, Progressionen, veränderten Gestaltung.

2. Verteilung der Sproßformen auf die Gattungen.

Wir wollen uns nun die Verteilung der unterschiedenen vier Entwicklungsstufen des Sproßaufbaus auf die einzelnen Gattungen der Vitaceen genauer ansehen. Naturgemäß beginnen wir dabei mit der Gattung *Cissus*: sie ist nicht nur die bei weitem artenreichste, sondern bietet auch die mannigfaltigsten Verhältnisse. Bei ihr müssen wir sogar die einzelnen Untergattungen besonders betrachten; denn obwohl ihre nahe Zugehörigkeit zu einander nicht zweifelhaft ist, hat die Untersuchung doch mit Klarheit ergeben, daß sie offenbar schon seit ziemlich langer Zeit unabhängig ihre eigenen Wege gegangen sind.

Die ältesten uns erhaltenen Bautypen finden wir in der Untergattung *Cyphostemma*, die eine sehr große Zahl von Arten entwickelt hat und fast ausschließlich das afrikanische Festland bewohnt. Ihr gehören die beiden einzigen Arten an, bei denen sich eine spiralige Blattstellung hat nachweisen lassen, *Cissus Juttae* und *C. Crameriana*. Zahlreicher sind die Vertreter der zweiten Entwicklungsstufe, des Monopodiums mit alternierender Blattstellung. Hierher gehören die übrigen der baumförmigen südwestafrikanischen *Cissus*-Arten, sowie einige engere Verwandtschaftskreise, die sich um *C. juncea* und *C. jatrophoides*, ferner um *C. hypargyrea* und um *C. adenantha* gruppieren, und schließlich noch die recht vereinzelt stehende *C. grandistipulata* Gilg et Brandt. Die mehrfach festgestellten Übergangsformen vom Monopodium zum Sympodium rechnen wir besser schon zur dritten Entwicklungsstufe, da bei ihnen zuletzt immer ein Sympodium vorhanden ist. *C. alnifolia* ist schon vielfach genannt worden; außerdem gehören hierher *C. fugosioides* Gilg, *C. crotalarioides* Planch. und ihre nächsten Verwandten. Rein sympodiale rankenlose Arten, d. h. solche, bei denen der anfänglich natürlich auch monopodiale Zustand äußerlich nicht mehr deutlich erkennbar ist, haben wir in *C. hereroensis* aus Deutsch-Süd-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

westafrika, *C. humilis* (N. E. Br.) Planch. aus Transvaal, *C. mollis* Steud., *C. violaceo-glandulosa* vom Kunenegebiet und in deren näheren Verwandten vor uns. Am zahlreichsten finden wir aber bei *Cyphostemma* die vierte Entwicklungsstufe, das rankentragende Sympodium, vertreten. Als besonders bezeichnendes Beispiel sei wieder *C. njegerre* genannt, eine mächtige, hochkletternde Liane aus den Regenwäldern Usambaras; zahlreiche andere, so organisierte Arten finden sich teils als große, teils auch als kleinere Lianen in den Regen- und auch in den Nebelwäldern der übrigen afrikanischen Gebirge. Aber auch Bewohner trockener Gebiete treffen wir mehrfach unter den hierher gehörenden Arten, wofür als Beispiel *C. Engleri* Gilg genannt wird, die in den Dornbuschgebieten am Ostfuß des Paregebirges in Ostafrika ihre Heimat hat.

Es muß hier aber nochmals darauf hingewiesen werden, daß die Einteilung nach dem Sproßaufbau in vielen Fällen mit der Einteilung nach den Verwandtschaftsverhältnissen nicht übereinstimmt. Im Gegenteil, wir können bisweilen beobachten, daß nahe verwandte, ja auch korrespondierende oder vikariierende Arten verschiedenartige Sproßverhältnisse zeigen und demnach verschiedenen Gruppen unserer Einteilung des Sproßaufbaus zuzurechnen sind. Als Beispiele führe ich *C. Mildbraedii* Gilg et Brandt und *C. Conradsii* Gilg et Brandt an, von denen die erste rankenlos, die zweite im Besitz von Ranken ist.

Durch die Unterscheidung der vier Stufen soll nur die Möglichkeit gegeben werden, die Entwicklungshöhe des Sproßaufbaus bei verschiedenen Formen mit einander zu vergleichen. Die Zeit der Ausbildung einer bestimmten Sproßform ist damit noch nicht festgelegt, kann auch überhaupt nicht allgemein festgestellt werden; da wir zahlreiche lebende Arten besitzen, die in einer Umbildung von niedrigerer zu höherer Stufe des Sproßaufbaus begriffen sind, müssen wir annehmen, daß auch andere Arten nicht alle zu gleicher Zeit dieselbe Stufe erreicht haben.

In einer Reihe von schematischen Bildern (Fig. 10) habe ich versucht, die Ausbildungshöhe des Sproßaufbaus durch die Gattungen Vitaceen hindurch zu verfolgen und übersichtlich zusammenzustellen. Wir sehen gleich auf den ersten Blick, daß allein von *Cissus* subg. *Cyphostemma* noch Vertreter aller vier unterschiedenen Stufen am Leben sind. Bei *Eucissus* haben wir keine Formen mehr mit spiraliger Blattstellung, und überhaupt nur noch eine einzige monopodial gebaute, *C. corylifolia.* Übergänge zum sympodialen Bau fehlen hier gänzlich. Dagegen treffen wir, wenn auch nicht häufig, sympodiale, rankenlose Formen an, von denen ich hier nochmals *C. campestris* aus Südamerika, *C. Guerkeana* und *C. cussonioides* Schinz aus Afrika anführe. Die rankentragenden sympodialen Arten von *Eucissus* sind recht zahlreich und kommen in allen Tropengebieten vor.

Im Gegensatz zu diesen beiden bisher besprochenen zeigt die Untergattung *Cayratia*, die man neuerdings wieder von *Cissus* abzutrennen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sucht, morphologisch ein sehr einheitliches Gepräge: sämtliche Arten bilden Sympodien und besitzen Ranken. Die einfacheren Stufen des Sproßaufbaus sind nach den früheren Darlegungen jedoch auch hier mit Sicherheit vorauszusetzen.

Ampelocissus, *Rhoicissus* und *Ampelopsis* stimmen nach dem Übersichtsbild darin überein, daß bei ihnen nur noch die höchsten beiden Stufen vorhanden sind. Bei *Ampelocissus* ist jedoch die Mannigfaltigkeit

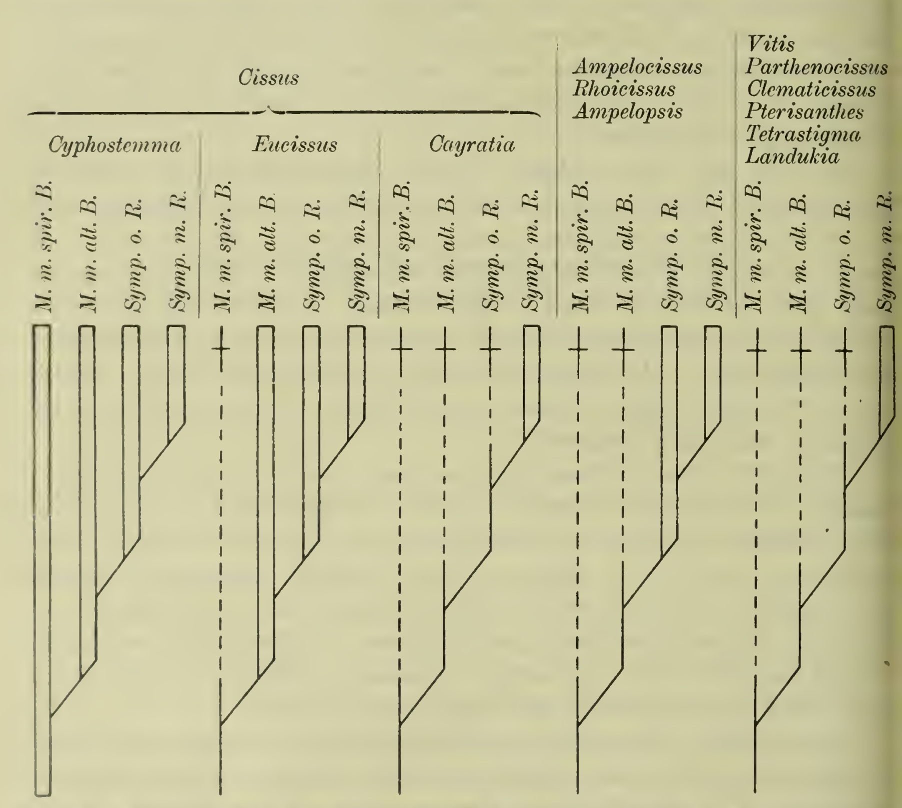


Fig. 10. Übersicht über den Sproßaufbau der Vitaceengattungen. Die Doppellinien bezeichnen noch jetzt lebende Typen, die gestrichelten, mit + versehenen Linien stellen ausgestorbene, aber theoretisch anzunehmende Typen dar.

größer als bei den anderen, weil hier noch allerhand kleinere Verschiedenheiten auftreten, die aber auf der Übersicht nicht mit dargestellt werden konnten.

Bei den Gattungen *Vitis*, *Parthenocissus*, *Clematicissus*, *Pterisanthes*, *Tetrastigma* und *Landukia* ist, wie bei *Cissus* subg. *Cayratia*, nur noch die letzte, höchste Stufe des Sproßaufbaus zu beobachten, das rankentragende Sympodium. Aber auch hier sind die früheren Stufen die notwendige Grundlage der jetzt bestehenden Ausbildungsweise.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

3. Ursachen für die Ausbildung der Sproßformen.

Wir haben früher schon einmal hervorgehoben, daß die Gattungen und Untergattungen der Vitaceen durch den Bau ihrer Blüten und Früchte recht gut unterschieden sind, und daß es nicht möglich ist, die eine von der anderen abzuleiten. Wir müssen also annehmen, daß sie sich seit langer Zeit in gleichlaufenden Linien aufwärts entwickelt haben. Da nun aber, wie aus der Übersichtstabelle hervorgeht, in allen Gattungen die höchsten Stufen der Sproßentwicklung gleich sind und, soweit sie nicht mehr vorhanden sind, doch als gleich angenommen werden müssen, so entsteht die Frage, wie es kommt, daß bei unabhängiger Entwicklung sich doch überall gleiche Sproßformen ausgebildet haben. Und gleichzeitig müssen wir uns fragen, aus welchen Gründen sich die Ausbildung des Sproßaufbaus bei den Vitaceen gerade so vollzogen hat, wie wir sie jetzt beobachten können, und nicht anders. Oft ist auf derartige Fragen eine Antwort unmöglich. Aber hier sind wir in günstigerer Lage und können die bei der Entwicklung der Sproßverhältnisse wirkenden Kräfte wenigstens in den Hauptzügen feststellen. Zahlreiche Besonderheiten bleiben aber trotzdem noch unaufgeklärt, und ein Teil von ihnen wird sich, das ist von vornherein sicher, dauernd einer mechanischen Erklärung entziehen. Die Pflanze ist eben ein Lebewesen, und bei einem solchen lassen sich weder die Grundanlage noch etwa plötzlich auftretende Abänderungen physikalisch deuten. Eine Anzahl bisher noch im Verborgenen wirksamer Kräfte wird jedoch gewiß noch durch künftige Untersuchungen, besonders an lebendem Material, aufgedeckt werden können.

Welche Ausbildungsweisen sind nun allen Sproßformen der Vitaceen gemeinsam, und welche haben sonst unter ihnen eine weitere Verbreitung?

Was die erste dieser beiden Fragen betrifft, so sind von vornherein verschiedene Fälle denkbar. Entweder können überall die Grundbedingungen gleich sein und sich auch unter verschiedenen äußeren Verhältnissen nicht haben zurückdrängen lassen; oder es waren vielleicht verschiedenartige Grundanlagen vorhanden, die aber unter der Einwirkung gleicher Außenkräfte in gleicher Weise verändert worden sind, so daß wir Konvergenzerscheinungen vor uns haben; oder es ist als dritter Fall möglich, daß die Grundanlagen gleich waren und daß außerdem gleiche äußere Kräfte bei der Umgestaltung der Formen des Sproßaufbaus tätig gewesen sind. Bei den Vitaceen scheint nun, wie gezeigt werden soll, der letzte Fall vorzuliegen.

Als die einzigen beiden Merkmale, die allen Vitaceen, den einfachsten wie den dem Sproßaufbau nach am höchsten entwickelten, gemeinsam sind, stellt sich folgendes heraus: Erstens ist an sämtlichen Sprossen (oder Sproßgenerationen) die Zahl der Internodien und die Zahl der Laubblätter stets sehr niedrig, und zweitens schließen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sämtliche Sprosse mit einer endständigen Blütenstandsanlage ab. Niemals finden wir bei den Vitaceen eine Endknospe oder etwa durchwachsene Blütenstände. Diese Tatsachen sind von hoher Bedeutung für die ganze Beurteilung des Sproßaufbaus, denn sie sind es, die auf die Pflanze den Zwang ausgeübt haben, sich gerade in der bestimmten, uns vorliegenden Weise zu entwickeln.

Ein weiteres wichtiges Merkmal, das zwar nicht bei allen, aber doch bei der überwiegenden Mehrzahl der Arten ausgebildet ist, besteht in der zweizeilig-alternierenden Anordnung der Blätter. Die beiden einzigen Arten, die eine andere Blattstellung besitzen, sind *Cissus Juttae* und *C. Crameriana*; ihre nächsten Verwandten dagegen besitzen alternierende Blätter. Daß diese letztere Art der Blattstellung von der spiraligen abzuleiten ist, erscheint nach dem zu Beginn dieses Hauptabschnittes Mitgeteilten als höchst wahrscheinlich. Ob auch die Kräfte einst genau die gleichen waren wie diejenigen, welche jetzt immer wieder die Ausbildung zweizeilig-alternierender Blattstellung der späteren Zweige aus der spiraligen der Keimpflanzen bewirken, ist nicht mit Sicherheit zu sagen. Heute jedenfalls spielt die Vererbung der einmal erworbenen zweizeiligen Blattstellung die Hauptrolle. Möglich ist es, daß Keimversuche mit Samen der verschiedenen baumförmigen *Cissus*-Arten einige Aufklärung geben können. Am wahrscheinlichsten ist es bisher, daß das Auftreten gerade dieser Blattstellung auf den Druckverhältnissen beruht. Wie dem auch sei — dadurch, daß bei den monopodialen Typen, von denen wir die sympodialen abgeleitet haben, einmal die zweizeilig-alternierende Stellung der Blätter vorhanden war, sind gewisse Eigentümlichkeiten in der Stellung der Blütenstände und der Ranken bedingt; vor allem ist es die, daß bei jeder einzelnen, unverzweigten Sproßkette alle Blütenstände und Ranken in dieselbe Ebene, und zwar in die Mittelebene des Zweiges, fallen, was im zweiten Abschnitt eingehend besprochen worden ist.

Macht sich nun bei einer bisher als unverzweigtes Monopodium lebenden Art das Bedürfnis nach reicherer Entwicklung bemerkbar, so müssen die Achselknospen der Blätter austreiben, da ja der Sproß mit einem Blütenstand schließt und deshalb keine Endknospe vorhanden ist. Auf dieser Zwischenstufe, bei der noch keinerlei Bevorzugung gewisser Knospen stattfindet, sind manche Arten stehen geblieben und befinden sich noch heute auf ihr. Als Beispiele nenne ich hier *Cissus corylifolia* aus Oberguinea und *C. adenantha* aus Abyssinien. Die Achselsprosse der hierher gehörigen Arten gehen unter einem spitzen Winkel von der Mutterachse ab, welche niemals zur Seite gedrängt, ja meist nicht einmal geknickt wird. Der Aufbau der Pflanze ist also immer noch als monopodial zu bezeichnen.

Durch diese Art der Verzweigung wird jedoch dem Bedürfnis nach einem Wachstum in die Höhe nicht oder nur sehr schwach Rechnung ge-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

tragen. Wo ein solches dringend wurde, mußte nun die oberste Achselknospe besonders bevorzugt werden. Bei einer nicht ganz kleinen Anzahl von monopodialen Arten lagen aber scheinbar solche Notwendigkeiten nicht vor. Ihr Sproßaufbau war im Gleichgewicht mit den Verhältnissen der Umwelt, und so haben sie bis jetzt keine Anregung zu seiner Weiterbildung erhalten. Wo aber ein derartiger Anstoß erfolgte und die Pflanze sich in die Höhe entwickeln mußte, da war durch die eben besprochenen Grundanlagen eine ganz bestimmte Entwicklungsrichtung vorgeschrieben; diese erkennen wir in der Ausbildung der obersten Achselknospe zu einem neuen Blütensproß. Dabei mußte nun rein mechanisch der Blütenstand aus seiner anfangs endständigen Lage verdrängt und zur Seite gedrückt werden. Wo bei einer Pflanze mit gegenständigen Blättern eine dichasiale Verzweigung dadurch eintritt, daß ein Knospenpaar unter dem Sproßgipfel zu Zweigen auswächst, da ist, bei gleicher Entwicklung beider Zweige der Druck, den beide auf den Endsproß ausüben, gleich stark; und da die Einwirkungen in entgegengesetzter Richtung vor sich gehen, so müssen sich die Druckkräfte gegenseitig aufheben, so daß der Sproßgipfel seine Lage unverändert beibehalten kann. Wo aber, wie hier bei den Vitaceen, eine einzige seitliche Knospe sehr rasch und kräftig austreibt, da wird ein starker seitlicher Druck vom Tragblatt des Achselsprosses hinweg gegen den Pedunkulus ausgeübt; dadurch wird er zur Seite gedrängt, während der neue Trieb, der nun keinen Widerstand mehr findet, sich in die Richtung seiner Abstammungsachse einstellt. So entstand aus dem Monopodium im Laufe der Zeit das Sympodium. Dafür, daß einst die phylogenetische Entwicklung so erfolgt ist wie wir sie eben theoretisch abzuleiten versucht haben, finden wir willkommene Bestätigung in den zahlreichen, noch heute zu beobachtenden Übergängen vom Monopodium zum Sympodium, die früher ausführlich geschildert worden sind.

Worin wir nun aber den Anlaß zur Weiterentwicklung zu sehen haben, ist nicht ganz klar. Es sind mehrere Fälle denkbar: so kann reichere und leichtere Nahrungszufuhr und Nahrungserzeugung, z. B. infolge größerer Feuchtigkeit den Anlaß gegeben haben. Es ist aber auch denkbar, daß es der Wettbewerb um Licht und Luft war, der die Pflanze zwang, in die Höhe zu wachsen. Möglicher-, ja wahrscheinlicherweise sind auch beide Umstände miteinander wirksam gewesen, nämlich so, daß infolge leichteren Nahrungserwerbes bei allen in der jeweiligen Pflanzengemeinschaft vorhandenen Gewächsen eine kräftigere Entwicklung stattgefunden haben kann, und daß die Vitaceen sich eben nur durch Ausbildung von Sympodien ihren Anteil an Licht und Luft sichern konnten, während die anderen Gewächse dies auf anderem Wege zu erreichen suchten. Es mag sich noch außerdem das Bedürfnis nach zahlreicherer Ausbildung von Blütenständen bemerkbar gemacht haben, da mit dem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einen endständigen Blütenstand die Fortpflanzung nicht hinreichend ge
sichert war. — Auffallend ist nur, daß bei einigen Arten die Sympodial
sprosse immer gleichgestaltet, immer eingliedrig sind, während bei de
Mehrzahl der Arten sehr regelmäßig miteinander abwechselnde ein- un
zweigliedrige Fortsetzungssprosse vorkommen. Hier versagt jeglicher mecha
nischer Erklärungsversuch. Man wird die beiden Gruppen am beste
als gleichwertige Bauarten ansehen, denn eine Ableitung der einen von de
anderen ist nicht gut möglich. Aber selbst dies ist nur ein Wort und ei
Notbehelf, ebenso wie Eichlers Deutung, der in der Pflanze einen gewisse
Rhythmus der Entwicklung vermutete.

Die Erwerbung des sympodialen Aufbaus ist, wie die verschiedene
Übergangsformen lehren, sicherlich nicht einheitlich und zu gleicher Zei
vor sich gegangen. So finden wir in den engeren Verwandtschaftskreise
noch vielfach einander sehr nahestehende Arten, von denen die eine in
folge veränderter Außenkräfte eine höhere Stufe des Sproßaufbaus erreich
hat als die andere. Beispiele hierfür sind früher schon genannt worden

Mit der letzten, höchsten Stufe hat es sich wohl ganz ähnlich ver
halten, als mit der eben besprochenen. Auch der Fortschritt zum ranken
tragenden Sympodium ist nicht auf einmal geschehen, sondern ist ebenfall
zu verschiedenen Zeiten und in verschiedenen Gebieten unabhängig erfolgt
Aber auch er stand unter dem aus gleichen Grundanlagen und gleiche
Außenbedingungen herrührenden Zwange, und so ist auch diese Entwicklung
überall in gleicher Weise verlaufen; ihr Endergebnis ist sehr einheitlich. Den
Vorgang haben wir uns etwa so vorzustellen: In den Wohngebieten de
Vitaceen wurde der Wettbewerb um Licht und Luft immer schärfer, ode
die Vitaceen gelangten auf ihren Wanderungen in hochwüchsige Pflanzen
gemeinschaften hinein. Die Verlängerung der Pflanze durch einfaches An
einanderreihen immer zahlreicherer Sproßglieder genügte schließlich nicht
mehr, um in günstigere Lebenslage zu kommen, zumal die Dickenentwick
lung der Achsen damit nicht mehr gleichen Schritt halten konnte. Unte
dem Zwange der Not mußten andere Wege zur Abhilfe eingeschlage
werden, und so bildete sich ein Teil der nun zahlreich vorhandene
Blütenstandsanlagen in Kletterorgane, in Ranken, um. Man darf sich natür
lich nicht denken, daß etwa die kräftigsten dieser Anlagen zu Ranke
umschlugen, sondern es handelte sich wohl meistens um solche, die infolge
von ungünstiger Ernährung (diese im weitesten Sinne genommen) nicht vol
ausgebildet waren. Diese sonst nutzlosen, rudimentären Organe wurde
stärker empfindlich für Berührungsreize und erwarben gleichzeitig di
Fähigkeit, die berührten Gegenstände zu umschlingen, eine Progression, di
von höchster Bedeutung für das ganze Leben der Pflanze wurde. Den
nun war sie in den Stand gesetzt, hoch hinauf in die Gipfel der Bäum
zu klettern und ihren einst verlorenen Anteil an Licht und Luft wiederzu
gewinnen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bei dem einen Teil der Vitaceengattungen hat sich die Umwandlung von Blütenständen in Ranken, die eine Reduktion und doch gleichzeitig einen gewaltigen Fortschritt bedeutet, Schritt für Schritt vollzogen. Das beweisen uns die vielen Zwischenstufen, die wir im zweiten Hauptabschnitt eingehend behandelt haben. Von dem eben festgestellten Gesichtspunkt aus ist es jedoch unwahrscheinlich, daß die Umbildung bei Gattungen, die jetzt gar keine oder nur ausnahmsweise einmal Übergangsformen besitzen, auf diesem Wege vor sich gegangen ist, obwohl ja an sich die Möglichkeit dazu bestände. Man sieht nämlich an einer Reihe von Arten, die jetzt im Begriff sind, sich in rankentragende zu verwandeln — beispielsweise *Cissus cornifolia* (Bak.) Planch. und *C. palmatifida* (Bak.) Planch. — daß an den oberen Zweigen Ranken ohne Übergangsgebilde auftreten. Ähnlich wie hier bei *Cissus* verhält es sich mit den Gattungen *Parthenocissus* und *Tetrastigma*. Auch hier ist wohl die Umbildung ohne Zwischenformen erfolgt.

Dadurch, daß wir nun gesehen haben, wie wahrscheinlich nur die schwachen Blütenstandsanlagen zu Ranken geworden sind, findet auch die eigentümliche Erscheinung ihre Erklärung, daß vielfach nur ein oder wenige Knoten am unteren Zweigende Blütenstände tragen, wogegen weiter oben teils unvermittelt, teils durch Zwischenformen mit den Blütenständen verbunden, immer nur Ranken vorkommen. Hier hat es den Anschein, als ob die zur Blütenbildung nötigen Stoffe nur in beschränkter Menge vorhanden wären. Bei Arten mit sehr großen und reichverzweigten Blütenständen, etwa bei *Cissus njegerre* und zahlreichen anderen Arten von *Cissus* subg. *Cyphostemma*, treten am folgenden Knoten meist schon Ranken auf; an Arten mit kleinen Blütenständen, z. B. bei der zu *Eucissus* gehörenden *C. discolor* Blume findet man an vielen aufeinander folgenden Knoten Blütenstände. — So ist wohl auch die besonders von *Vitis vinifera* bekannte Tatsache zu erklären, daß zwar schon vom zweiten Jahre an Ranken sich entwickeln, während normale Blütenstände bei uns erst im fünften und sechsten Jahr erzeugt werden. Die zur Blütenbildung nötigen Stoffe waren hier wohl noch nicht in genügender Menge angesammelt; die Anlagen der Blütenstände blieben deshalb rudimentär, aber sie konnten zu Kletterorganen umgebildet und so für die Pflanze doch noch nutzbar gemacht werden.

Auf den ersten Blick kann es auch den Anschein haben, daß die oberen Blütenstandanlagen eines Zweiges dadurch verkümmert wären und sich in Ranken verwandelt hätten, weil sie wegen vorgerückter Jahreszeit doch nicht mehr imstande gewesen wären, reife Früchte zu liefern. Der Gedanke ist aber abzuweisen. Ihm widersprechen einmal Erfahrungen an manchen *Cissus*-Arten, bei denen an späteren Zweigen die auftretenden Blütenstände völlig normale Samen reifen, während an älteren Zweigen gleichzeitig mit den Blütenständen auch schon Ranken entstanden sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zweitens kann man an *Parthenocissus quinquefolia*, deren Heimat unseren Landstrichen klimatisch ziemlich ähnlich ist, leicht beobachten, wie sich bis spät in den Herbst hinein, sogar bis zum Eintritt des Frostes, immer noch neue Blütenstände bilden und immer noch neue Blüten öffnen, die natürlich wegen der vorgerückten Jahreszeit keine Früchte mehr liefern können. Man kann aber auch beobachten, wie schon an den ersten Blütenzweigen zahlreiche Ranken auftreten, was nicht der Fall wäre, wenn die vorhin ausgesprochene Vermutung zu Recht bestände.

4. Geographische Verbreitung der Sproßformen und ihre Ursachen.

Wichtig für die Geschichte der Sproßformen bei den Vitaceen ist schließlich noch ihre geographische Verbreitung auf die verschiedenen Ländergebiete und besonders der Umstand, daß die überwiegende Zahl der morphologisch einfach gebauten Arten in Afrika heimisch ist. Die ursprünglichsten unter ihnen, die monopodialen Formen, sind sogar ausschließlich auf diesen Erdteil beschränkt. Von den rankenlosen sympodialen Formen kommen wenige in Südamerika vor; auch sie finden sich in größerer Zahl in Afrika, den anderen Gebieten fehlen sie fast ganz. Rankende Vitaceen dagegen sind in größter Zahl über die ganzen Tropengebiete und auch reichlich in den wärmeren Strichen der nördlichen gemäßigten Zone verbreitet, während sie auf der südlichen ziemlich spärlich sind.

Eine so eigenartige Verteilung gerade der Arten mit den einfacheren Sproßverhältnissen ist kaum als zufällig anzusehen. Es fragt sich nun, wodurch sie bewirkt worden ist. Zweierlei Erklärungen kommen in Frage. Erstens könnte man annehmen, daß Afrika, weil es noch heute die einfachsten Formen aufweist, als die Heimat der Vitaceen zu betrachten ist, und das sich von hier aus nur Formen mit höher entwickeltem Sproßaufbau verbreitet hätten. Die andere Möglichkeit wäre die, daß einfachere Formen einst auch in anderen Ländern vorhanden gewesen seien, daß sie sich aber allein in Afrika unverändert haben halten können.

Wenn die erste der beiden Annahmen richtig wäre und Afrika als Heimat und Mittelpunkt der Entwicklung der Vitaceen aufzufassen wäre, dann müßte sich doch die Mehrzahl der Vitaceengattungen dort nachweisen lassen, oder es müßten doch irgendwelche engeren Beziehungen zu Afrika festzustellen sein. Es kommen jedoch in Afrika überhaupt nur drei Gattungen vor, unter ihnen als einzige endemische *Rhoicissus*. Von *Cissus* ist die Untergattung *Cyphostemma* mit Ausnahme einer vorderindischen Art auf Afrika und Madagaskar beschränkt, kann also auch noch als endemisch bezeichnet werden. *Eucissus* kommt dagegen in Südamerika und im indisch-malaiischen Gebiet in fast noch reicherer Entwicklung vor als in Afrika, und von *Cayratia* liegt der Schwerpunkt der Verbreitung schon durchaus in Malesien. *Ampelocissus* ist im Monsungebiet ebenso stark vertreten wie in Afrika und kommt sogar vereinzelt in Mittelamerika vor.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

— Dagegen ist *Pterisanthes* durchaus auf das Monsungebiet beschränkt, *Tetrastigma* kommt außerdem noch in Ostasien vor. Von den kleinen Gattungen *Clematicissus* und *Landukia* ist die eine in Westaustralien, die andere in Ostasien heimisch. *Ampelopsis*, *Parthenocissus* und *Vitis* finden sich ausschließlich in den wärmeren Strichen der nördlichen gemäßigten Zone, wobei keiner der drei großen Erdteile die Vitaceen vollständig entbehrt; tropisch-afrikanischen Boden berühren sie dagegen nicht. Wir sehen also jetzt schon, daß wir die erste Deutung nicht aufrecht erhalten können, da der Schwerpunkt sehr vieler Gattungen in andere Gebiete und nicht nach Afrika fällt; andererseits ist schon früher erwähnt worden, daß eine Ableitung der außerafrikanischen von den afrikanischen Gattungen nicht möglich ist.

Noch klarer wird diese Ablehnung werden, wenn wir uns nun der Untersuchung der zweiten Deutung zuwenden, die annimmt, daß einfacher gebaute Vitaceen einst auch in anderen Ländern als in Afrika vorhanden gewesen seien. Hier ist in erster Linie bedeutungsvoll, daß wir unter den nicht rankenden Vitaceen keine einzige ausgesprochene Schattenform besitzen. Es sind sämtlich freistehende, lichtbedürftige Arten, die sich teils in wärmeren, steppenartigen Gebieten, teils auch in den höheren Lagen der Gebirge, in den Hochsteppen finden. Den Waldgebieten fehlen überhaupt die rankenlosen Arten, und selbst die rankenden zeigen schon durch die Ausbildung ihrer Kletterorgane an, daß sie ursprünglich nicht als echte Schattenpflanzen gelebt haben können. Denn wenn sie im Waldesschatten befriedigende Lebensbedingungen gefunden hätten, so wäre es nie zur Ausbildung von Ranken gekommen. Daß später zahlreiche Anpassungen an schattigen Standorten stattgefunden haben, ist aber für die vorliegende Frage von geringerer Wichtigkeit und wird nur der Vollständigkeit halber erwähnt. Aus dem gleichen Grunde sei hier darauf hingewiesen, daß sich von den kletternden Arten eine nicht geringe Anzahl sekundär an eine mehr minder stark ausgeprägte xerophytische Lebensweise angepaßt hat und jetzt gemeinsam mit den einfach gebauten rankenlosen Arten in den Steppengebieten zu finden ist.

Wir müssen also die Vitaceen ansehen als Gewächse, die einer bedeutenden Lichtmenge zu ihrem Gedeihen bedürfen, und können auch für ihre Vorfahren dasselbe annehmen. Solche Lebensbedingungen liegen aber für die rankenlosen Formen, die wir für die ursprünglicheren ansehen, jetzt nur noch in den Steppengebieten vor. Sehen wir uns um, in welchen wärmeren Ländern heute noch eigentliche Steppengebiete vorkommen, so sind das hauptsächlich Afrika und in geringerem Maße auch Südamerika, und gerade diese beiden Erdteile beherbergen die rankenlosen Vitaceen. Es ist ferner wohl zu beachten, daß Afrika, oder wenigstens seine südliche Hälfte, seit geologisch langer Zeit Festland gewesen ist und auch, soweit wir wissen, meist ein heißes und trockenes Klima besessen hat. Da-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

her verstehen wir es, wenn wir finden, daß sich gerade in solchen Gebieten einfache Organisationsstufen erhalten haben. Die meisten anderen tropischen Länder haben dagegen erhebliche Veränderungen in der Verteilung von Land und Wasser durchmachen müssen. Wahrscheinlich werden auch sie einst Strecken besessen haben, die für einfach gebaute Vitaceen die nötigen Lebensbedingungen boten, und es ist anzunehmen, daß sie auch von solchen besiedelt waren. Aber diese Gebiete sind verschwunden, und mit ihnen sicher manche einfachen Vitaceen. Vielleicht hat sich infolge der veränderten Verteilung von Festland und Wasser eine Veränderung in der Stärke und Verteilung der Niederschläge vollzogen, wodurch möglicherweise an Stellen von trockneren Formationen feuchtere getreten sind, die sich in den Tropen meist zu Wäldern entwickeln. In diesem Falle wurden dann die lichtbedürftigen einfach gebauten Vitaceen gezwungen, sich in die Höhe zu entwickeln, um nicht im Wettbewerb zu unterliegen. So verschwand wohl ein Teil der einfacheren Formen durch Umbildung und durch das Erreichen einer höheren Organisationsstufe; dagegen mußten die Formen, die sich nicht genügend an die veränderten Verhältnisse anpassen konnten, zugrunde gehen. Unter diesen Annahmen wäre also das Fehlen einfach organisierter Formen in den Waldgebieten nicht ein primäres, sondern ein sekundäres.

Wir fassen diesen Abschnitt dahin zusammen, daß einfach gebaute Vitaceen sich nur dort halten konnten, wo die äußeren Bedingungen des Daseins seit langem im Wesentlichen unverändert geblieben sind. Wo starke Veränderungen auftraten, oder auch, wenn etwa Samen von freistehenden Vitaceen in dichtere Wald- und Gebüschformationen gelangten, mußten sich die einfacher organisierten Formen entweder zu Kletterpflanzen umbilden oder im Wettbewerb unterliegen.

IV. Zusammenfassung.

Damit sind wir am Ende der Untersuchung angelangt, und es scheint zweckmäßig zu sein, zum Schluß noch einmal die Hauptergebnisse zusammenzufassen.

Bisher galt *Vitis vinifera* für den Typus der gesamten Vitaceen. Es hat sich nun aber herausgestellt, daß wir, besonders in Afrika, eine recht bedeutende Zahl von Arten besitzen, deren Aufbau viel einfacher ist. Es lassen sich unter den mannigfachen Formen vier Entwicklungsstufen unterscheiden, von denen jede die notwendige Grundlage der höheren ist. Auf der untersten Stufe stehen zwei Arten mit rein monopodialen Sprossen und spiraliger Blattstellung; die nächste zeigt zahlreiche Arten mit monopodialem Bau, aber zweizeilig-alternierender Stellung der Blätter. Auf der dritten Stufe finden wir dann den sympodialen Aufbau mit zur Seite gedrängten Blütenständen; auf ihr beruht die vierte Stufe, die bei ebenfalls

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sympodialem Bau durch den Besitz von Ranken ausgezeichnet ist. Es hat sich ferner ergeben, daß das Vorkommen zur Seite gedrängter Blütenstände die Voraussetzung ist zur Ausbildung von Ranken, und daß bei den monopodial gebauten Arten niemals Ranken auftreten, da sie endständige Blütenstände besitzen.

Es ist ferner möglich gewesen, die vermutlichen Ursachen des Sproßaufbaus der Vitaceen und die Veranlassung zur Weiterbildung des Sproßaufbaus wenigstens in den Grundzügen festzustellen; und schließlich haben wir die Erscheinung, daß die einfach gebauten Formen fast ganz auf Afrika beschränkt sind, daraus erklären können, daß Afrika seit langen Zeiten Festland gewesen ist und daß sich allein dort neben Feuchtigkeit liebenden Formationen die xerophilen und subxerophilen in größerer Ausdehnung haben erhalten können.

So ist nun das Bild, das uns die Vitaceen jetzt bieten, ganz wesentlich verschieden von dem, welches in den botanischen Handbüchern gegeben wird. *Vitis vinifera* ist nicht der typische Vertreter der gesamten Vitaceen, sondern nur noch der Vertreter der am höchsten entwickelten Stufe, des rankentragenden Sympodiums. Auch die Meinungsverschiedenheiten über die Natur der Vitaceenzweige dürften nun aufhören, denn einerseits sind unter ihnen reine Monopodien nachgewiesen worden, andererseits haben wir an zahlreichen Zwischenformen festgestellt, daß wir es bei den rankentragenden Vitaceen tatsächlich mit Sympodien zu tun haben. — Alle anderen Feststellungen treten diesen gegenüber in den Hintergrund und sind minder wichtig, z. B. die des regelmäßigen Vorkommens gegenständiger Blätter bei *Cissus*, oder die der Verschiedenheit der Wege, welche bei der Umbildung von Blütenständen zu Ranken eingeschlagen worden sind.

Wenn auch sehr zahlreiche Einzelheiten dunkel geblieben sind, so scheint hier doch einer jener nicht allzu häufigen Fälle vorzuliegen, in denen es möglich ist, die Ursachen für die Ausgestaltung einer Familie wenigstens in den wesentlichen Zügen auf äußere Umstände zurückzuführen. Aber nur deshalb waren wir dazu imstande, weil die Familie der Vitaceen noch eine starke Plastizität oder Entwicklungsfähigkeit besitzt, die sich einerseits darin äußert, daß wir noch heute Übergänge von einer Stufe der Sproßentwicklung zu einer höheren beobachten können, andererseits eine recht mannigfaltige Artbildung und einen starken, teils konservativen, meist aber progressiven Endemismus feststellen können.

Zum Schluß sei noch ein Übersichtsbild beigefügt, das nicht allein die phylogenetisch wichtigen, sondern auch einige biologisch bedeutungsvollen Züge im Gesamtbild der Vitaceen zusammenfaßt.

Stufen der Sproßentwicklung	Steppenbewohnende Kletterpflanzen (subxerophytisch bis xerophytisch)	Waldbewohnende Kletterpflanzen (Mesophyten und Hygrophyten)
IV[1].		Kletterpflanzen, sympodial mit alternierenden Blättern und Ranken
III.		Gebüschpflanzen mit alternierender Blattstellung, Übergänge vom Monopodium zum Sympodium und rein sympodial gebaut, ohne Ranken
II.	Nicht kletternde, monopodiale Stammsukkulenten mit alternierender Blattstellung	Ur-Gebüschpflanzen, monopodial mit alternierender Blattstellung, ohne Ranken
I.	Nicht kletternde monopodiale Stammsukkulenten mit spiraliger Blattstellung	
	† Ur-Vitaceen, freistehende, noch indifferente Pflanzen mit monopodialem Aufbau und spiraliger Blattstellung, ohne Ranken.	

[1] Die Zahlen I—IV entsprechen den früher (S. 548) aufgestellten Hauptstufen des Sproßaufbaus.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Inhalt.

Die vorstehende Untersuchung wurde unter Leitung von Herrn Geheimrat Prof. Dr. Engler angefertigt, der mir nicht nur das reichhaltige Untersuchungsmaterial zur Verfügung stellte, sondern auch den wertvollen handschriftlichen Nachlaß von Al. Braun zur Benutzung überließ. Hierfür, sowie für seinen vielfachen Rat und die stetige Förderung meiner Arbeit sei ihm auch an dieser Stelle herzlicher Dank gesagt.
